Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin
Geschäftsführender Direktor: Professor Dr. Otto H. Gauer

DER EINFLUSS DES REIZ-HINTERGRUND-KONTRASTES AUF DIE AKTIVIERUNG BEWEGUNGSSPEZIFISCHER NEURONE DER FROSCHNETZHAUT (RANA ESCULENTA)

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

1970

vorgelegt von
Margrit Scheid geb. Patutschnick
aus Berlin

Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin
Geschäftsführender Direktor: Professor Dr. Otto H. Gauer

Der Einfluß des Reiz-Hintergrund-Kontrastes auf die Aktivierung bewegungsspezifischer Neurone der Froschnetzhaut (Rana esculenta)

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Margrit Scheid geb. Patutschnick
aus Berlin

Dekan: Professor Dr. med. Herbert L a x

Referent: Professor Dr. med. Otto-Joachim G r ü s s e r

Korreferent: Professor Dr. med. Josef W o l l e n s a k

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin.

Promoviert am: 19. Februar 1970

INHALTSANGABE

A. Einleitung

1. Historische Einführung und Fragestellung S. 1
2. Neuroanatomische Grundlagen S. 6

B. Methodik

1. Präparation der Versuchstiere S. 9
2. Reizapparatur S. 10
3. Ableitung S. 12
4. Definition des Kontrastes S. 14

C. Ergebnisse

1. Klassifikation S. 15
2. Kontrastabhängiges Verhalten der Erregungsgrößen S. 16
   a. Entladungsraten S. 17
   b. Gesamtentladung S. 18
   c. Größe des exzitatorischen rezeptiven Feldes S. 19
3. Einfluß der Variation von Reizgrößen auf die Erregung S. 20
   a. Winkelgröße des Reizpunktes S. 20
   b. Winkelgeschwindigkeit des Reizpunktes S. 23
   c. Umkehr des Kontrastvorzeichens S. 25
   d. Beleuchtungsstärke S. 26
4. Verteilung der Entladung im ERF S. 27
5. Einflüsse auf den neuronalen Erregungszustand S. 30
   a. Adaptation S. 30
   b. Jahreszeitliche Einflüsse S. 32

D. Diskussion

1. Neurophysiologische Deutung der Resultate S. 35
2. Bedeutung der Kontrastübertragungsfunktion für das Verhalten des Frosches S. 41
3. Kontrastübertragungsfunktion der Froschretina u. Erregungsvorgänge an den nervösen Retinastrukturen S. 42

E. Zusammenfassung S. 48

A. EINLEITUNG

1. Historische Einführung und Fragestellung

Vor vierzig Jahren eröffneten ADRIAN und MATTHEWS (Adrian 1926a, b; Adrian und Matthews 1927a, b; 1928) mit Impulsregistrierungen von peripheren Sinnesorganen und vom Nervus opticus eine neue Entwicklungsphase in der Sinnesphysiologie. Nach der Einführung elektrophysiologischer Methoden zum Studium des visuellen Systems mit der Entdeckung der Retinapotentiale von HOLMGREN (1865) wurde es jetzt durch die Ableitung elektrischer Aktivität von Sinnesnerven möglich, die Erregungsvorgänge im peripheren und zentralen neuronalen System isoliert vom übrigen Sinnesapparat des Versuchstieres direkt zu untersuchen. Dies erweiterte entscheidend die Exaktheit der bis dahin vorwiegend phänomenologisch-makroskopischen, an Tierverhaltens- und Empfindungsstudien gebundenen Arbeitsweise der Sinnesphysiologie.

Nach Verbesserung der Untersuchungstechnik durch die Entwicklung der Einzelfaserableitung (HARTLINE und GRAHAM 1932) ließ sich die Funktion einzelner nervöser Elemente in der komplexen Kette neuronaler Informationsverarbeitung analysieren.

Mit der Einzelfaserableitung vom Nervus opticus begann die Suche nach einer Gesetzmäßigkeit in der Beziehung zwischen optischen Reizen und der Impulsaktivität im afferenten visuellen System, das, als gut zugänglicher Teil des Zentralnervensystems, sich für elektrophysiologische Untersuchungen besonders eignet. Die neuen Erkenntnisse führten zur Formulierung einer Reihe funktioneller Begriffe: Das Retinafeld, von dem aus eine einzelne Faser des Nervus opticus durch optische Reizung erregt werden kann, nannte HARTLINE (1938) das r e z e p t i v e F e l d (RF). Entsprechend der funktionellen Organisation des ganzen rezeptiven Feldes in einen exzitatorischen und einen

inhibitorischen Bereich wurde dieser Begriff differenziert: Den Ausschnitt des Gesichtsfeldes, aus dem ein bestimmtes Neuron der Netzhaut aktiviert werden kann, bezeichneten GRÜSSER et al. (1964) als "exzitatorisches rezeptives Feld" (ERF). Es wird umgeben von einem "inhibitorischen rezeptiven Feld" (IRF), das als der Bereich des rezeptiven Feldes definiert ist, in dem bewegte Objekte (GAZE und JACOBSON 1963; GRÜSSER et al. 1964; 1966) oder stationäre Lichtpunkte (HARTLINE 1940a, b; BARLOW 1953) die Nervenerregung hemmen, die durch bewegte Objekte oder stationäre Lichtpunkte im ERF ausgelöst wurde. Die gesamte Funktionseinheit mit den dazwischengeschalteten neuronalen Strukturen, den Rezeptoren, Bipolaren, Horizontalen und der, zur Optikusfaser gehörigen Ganglienzelle mit ihren Dendriten, heißt seit RATLIFF (1961) und GRAY (1962) die R e z e p t o r e i n h e i t.

Die Bedeutung dieser Übermittlungseinheit liegt in ihrem Beitrag zur Codierung visueller Nachrichten, d.h. der Verschlüsselung für die Sinnesinformation wichtiger Eigenschaften eines Umweltreizes in ein analoges Impulsfrequenzmuster von Optikusfasern. Über die Arbeitsweise der neuronalen Codierungselemente im einzelnen und über die Art ihres Zusammenwirkens ist viel weniger bekannt als über die Gesamtleistung des Codierungsapparates.
HARTLINE (1938, 1940a, b) und BARLOW (1953) beobachteten erstmals funktionelle Unterschiede in der Verarbeitung visueller Daten durch einzelne Rezeptoreinheiten der Froschretina: Manche Optikusneurone beantworteten das Einsetzen eines unbewegten, ein punktförmiges Retinaareal beleuchtenden Lichtreizes mit einer Impulsserie, manche Fasern feuerten nur beim Ausschalten der Lichtmarke und andere bei jedem Reizwechsel. Entsprechend klassifizierte HARTLINE die Optikusneurone in on-, off- und on-off-Typen.

Zu einer neuen Klassifizierung der Optikusneurone gelangten LETTVIN et al. (1959). Das Ziel ihrer Bemühungen war, in den elektrophysiologischen Phänomenen am Nervus opticus funktionelle Invarianten zu finden, Impulsmuster, die eindeutig den Merkmalen sichtbarer Objekte entsprechen. Eine besondere Bedeutung erwarteten sie von den Qualitäten, die "Feind" und "Beute" auszeichnen, deren Wahrnehmung maßgeblich das Reflexverhalten des Frosches bestimmen. Im Experiment ahmten sie Feind und Beute durch schwarze, verschieden geformte Attrappen nach. Tatsächlich vermeinten sie eine Abhängigkeit der neuronalen Erregung von bestimmten Gestaltmerkmalen und Kombinationen von Eigenschaften des visuellen Reizes registrieren zu können und benannten vier Neuronenklassen nach den jeweils bevorzugt die Klasse aktivierenden Reizparametern:

Klasse 1 : Grenzlinien oder ununterbrochene scharfe Kanten anzeigende Neurone ("boundary or sustained edge detectors")

Klasse 2 : Dunkle konvexe Grenzlinien oder Nettokonvexität anzeigende bewegungsabhängige Neurone ("movement gated dark convex boundary or net convexity detectors")

Klasse 3 : Bewegung oder Änderung des Kontrastes anzeigende Neurone ("moving or changing contrast detectors")

Klasse 4 : Verdunkelung anzeigende Neurone ("dimming detectors")

Die Neurone der Klasse-1 entsprechen den on-Neuronen, die der Klasse-3 den on-off-Neuronen und die der Klasse-4 den off-Neuronen der Einteilung von HARTLINE, in der es auf Grund der verschiedenen Reizmethodik keine Entsprechung für die, ausschließlich durch bewegte Reize aktivierten Klasse-2-Neurone geben kann. Die Neurone der Klassen-1 und-3 werden ebenfalls stärker durch bewegte als durch stationäre Reize erregt. Klasse-3-Neurone zeigen eine kurze on-off-Aktivierung bei Belichtung eines unbewegten Reizmusters.

Das Überraschende an diesen grundlegenden Ergebnissen LETTVINS über dasvisuelle System des Frosches war die Komplexität der bereits im Impulsfrequenzmuster von Opticusfasern festgelegten Informationen über die physikalische Beschaffenheit der sichtbaren Umgebung und damit das Ausmaß der bereits auf der Ebene der Retinaganglienzellen vollzogenen Integration optischer Daten.

Der zweite, wesentliche Teil der Aussage LETTVINS betrifft die Determinanten in der sichtbaren Umgebung, die, ausgewählt und übersetzt durch retinale Transformationsprozesse, die im N.opticus weitergeleitete Information bestimmen: Da LETTVIN diese Determinanten in bestimmten, die Allgemeinbegriffe "Feind und "Beute" ("universals") kennzeichnenden Merkmalkonfigurationen des Umweltreizes sah, erschien es ihm wenig sinnvoll, nach einer quantitativen Beziehung zwischen einfachen physikalischen Grössen der Reizparameter und neuronaler Erregung im N.opticus zu fahnden. So schreibt er (1959) über den Einfluß des Helligkeitskontrastes auf die Optikuserregung: "the response does not depend on how much darker the object is than its background, so long as it is distinguishable and has a clear cut edge".

Diese Versuchsergebnisse zusammen mit Beobachtungen der in ganz besonderem Maß reflexbestimmten Verhaltensweisen des Frosches fügte LETTVIN zu einer Konzeption zusammen: Der Informationsgehalt der sichtbaren Umgebung des Frosches sei, gefiltert in der Retina, auf die Merkmale von Feind und Beute reduziert und schon auf der Ebene des N.opticus sei somit die Information hinreichend vollständig, um dem Frosch auf dem Reflexweg ein sinnvolles Verhalten in der für ihn relevanten Umwelt zu gestatten. Träfe die LETTVINsche Vorstellung einer so hochgradigen Informationsfilterung in der Froschretina zu, so ginge die neuronale Leistung dieses Systems weit über die, in der Retina höherer Wirbeltiere allein nach den physikalischen Größen der Farb- und Kontrastwerte vorgenommene Reizanalyse und -verarbeitung hinaus.

Unter standartisierten Versuchsbedingungen prüften GRÜSSER-CORNEHLS et al. in den letzten sieben Jahren mit Versuchen über den Einfluß einfacher physikalischer Reizparameter auf die Erregung von Ganglienzellen der Froschretina erneut die funktionellen Eigenschaften dieses Neuronensystems. Dabei zeigte sich, daß eine strenge Beziehung besteht zwischen der Antwort der von LETTVIN beschriebenen vier Neuronenklassen und ganz bestimmten Reizparametern. Diese physikalischen Reizparameter sind: die Größe des Reizobjektes, seine Kontraststärke und -richtung gegenüber dem Hintergrund (dunkler Punkt auf hellem Hintergrund oder umgekehrt), seine Winkelgeschwindigkeit, die räumliche Lage seiner Bahn im exzitatorischen rezeptiven Feld (ERF) und das Zeitintervall zwischen zwei Durchquerungen des ERF.

Ziel dieser Arbeit ist die quantitative Untersuchung der Beziehung zwischen der Erregung von Klasse-2 Neuronen des Froschoptikus und der Kontraststärke eines Reizpunktes gegenüber seinem Hintergrund unter exakt reproduzierbaren Bedingungen.
Insbesonders geht es dabei um die Antwort auf die Frage, ob und in welcher Weise sich diese Beziehung als Kontrastübertragungsfunktion für diese Neuronenklasse mathematisch beschreiben läßt. Eine derartige mathematische Formulierung könnte einen Beitrag leisten zur Interpretation neuronaler Code und zur Bildung einer Theorie für den Vorgang der Codierung innerhalb eines afferenten visuellen Nachrichtensystems.

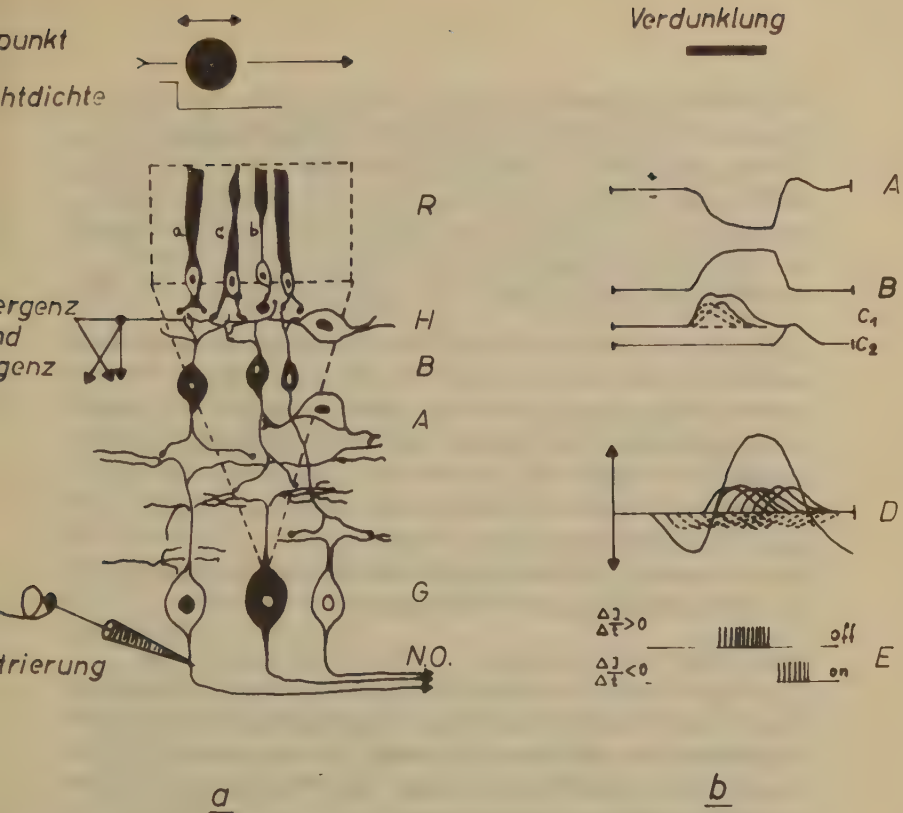
2. Neuroanatomische Grundlagen

Die nervösen Elemente der Vertebratenretina gliedern sich morphologisch und funktionell in drei einander entsprechende Schichten: (1) die äußere oder Rezeptorschicht, (2) die mittlere oder Bipolar-, Horizontal- und Amakrinenschicht und (3) die innere oder Ganglienzellschicht.

Ein schematischer Überblick über die anatomischen Verhältnisse (nach RAMON Y CAJAL 1894) und die bisher bekannten elektrischen Vorgänge an den Zellen der Froschretinaschichten (nach GRÜSSER und FINKELSTEIN 1967) ist in Abb. 22 dargestellt.

In der ersten oder äußeren Schicht der Retina verteilen sich etwa eine Million Rezeptoren. Sie fußen in unterschiedlichen Höhen in der äußeren Plexiformschicht und gehören drei Zelltypen an: den gelbempfindlichen Zapfen, den rotempfindlichen Stäbchen und den, für das Amphibienauge charakteristischen grünempfindlichen Stäbchen (BOLL 1877; KÜHNE 1882), die bei Rana temporaria 8% der gesamten Stäbchenzahl ausmachen (DONNER und REUTER 1962). Die nach histologischen Kriterien außerdem noch unterscheidbaren zwei Zapfentypen (ROCHON-DUVIGNEAUD 1943; SAXÉN 1954) können wahrscheinlich funktionell als einheitliche, die photopische Dominatorkurve bestimmende Zellgruppe angesehen werden (RUSHTON 1959)
Zwischen Stäbchen und Zapfen herrscht beim Frosch in der Area centralis ein Zahlenverhältnis von 2,4 : 1, im übrigen Retinabereich von 3-4 : 1 (CHIEVITZ 1889).

Zusammen mit den Amakrinen (A) und den Horizontalzellen (H) bilden die Bipolaren (B) die zweite Schicht des neuronalen Retinanetzes. Sie übertreffen an Zahl die Rezeptoren um das zwei bis dreifache und lassen sich drei morphologisch verschiedenen Typen zuordnen entsprechend der Art und Weise ihres Dendritenkontaktes mit den Rezeptoren, ihrer Lage in den tieferen Retinaschichten und dem Ausbreitungsmuster ihrer Axonendigungen in der inneren Plexiformschicht der Retina (CAJAL 1955; LETTVIN et al. 1961).



Ab. 22:

Vereinfachtes Schema der anatomischen Verhältnisse (nach R.y Cajal 1884, Walls 1942) und der bisher bekannten elektrischen Vorgänge an den Zellen der Froschretinaschichten (nach Grüsser und Finkelstein 1967).

a) R: Rezeptoren, (a:rote Stäbchen, b:grüne Stäbchen, c:Zapfen), H: Horizontalzellen, B: Bipolarzellen, A: Amakrine, G: Ganglienzellen, N.O.: N.opticus.

b) Bei der Bewegung eines dunklen Objektes werden nacheinander die Rezeptoren verdunkelt. Die Veränderung im Generatorpotential eines einzelnen Rezeptors zeigt A. Der (hypothetische) Erregungsprozess zwischen Rezeptorsynapse und Bipolarzelle und an der Bipolarzellenmembran selbst ist in B eingezeichnet. c_1 und c_2 sind der von GRÜSSER und FINKELSTEIN diskutierte Erregungsprozess, der von hellaktivierten Bipolarzellen (c_2) bzw. von dunkelaktivierten Bipolarzellen (c_1) gesteuert wird. In c_1 ist die durch Rezeptorkonvergenz bedingte Summation an Bipolarzellen noch berücksichtigt. In D sind die summierten Erregungs- und Hemmungsprozesse an der Ganglienzelle bei Bewegung eines dunklen Objektes durch das IRF und ERF dargestellt. Der über der Abszisse gelegene Wert kann als Entladungsrate an den Fasern der Ganglienzellen (Optikusfasern) registriert werden (r).

Die dritte Retinaschicht wird von etwa einer halben Million morphologisch verschiedener Ganglienzellen gebildet, die jeweils gekennzeichnet sind durch ihre Zellgröße, ein charakteristisches Verzweigungsmuster ihrer Dendriten und durch die Lage ihrer Dendritenverzweigungen in der inneren Plexiformschicht (CAJAL 1955; MATURANA unveröffentl. Beobachtung zit. nach MATURANA et al. 1960).

Jeder Formationsschicht von Axonendigungen der Bipolaren entspricht eine Schicht, die von Endverzweigungen bestimmter Ganglienzelldendriten gebildet wird. Auf diese Weise entstehen verschiedene Schichten axodendritischer Synapsen, in denen jeweils ein bestimmter Typ von Ganglienzellen synaptische Verbindungen eingeht (POLYAK 1941; CAJAL 1955; MATURANA et al. 1960).
Die erregbaren Nervenzellen werden von einem Gliazellgeflecht, den Müllerschen Stützzellen, umhüllt.

Diese drei Retinaschichten sind über divergente und konvergente Wege so zu einem feinen Geflecht von Nervenelementen verknüpft, daß eine Rezeptorzelle mit vielen Ganglienzellen in Verbindung steht und umgekehrt einer Ganglienzelle die Erregung einer ganz bestimmten Anzahl von Rezeptoren übermittelt wird.
Ein Einblick in die Verflechtung des neuronalen Netzes, den Konvergenz- und Divergenzgrad auf seinen verschiedenen Stufen in der Froschnetzhaut, läßt sich anhand einiger direkter histologischer Messungen gewinnen:
Die Anzahl der Rezeptor-, Bipolar- und Ganglienzellen steht beim europäischen Wasserfrosch in einem Verhältnis von 2:7:1 (MATURANA 1959; in der Area centralis nach PACHE 1932 2:4:0.6). Der Rezeptordurchmesser beträgt bei Rana esculenta für die Zapfen 4,5µ, für die Stäbchen 6µ (PACHE 1932). Dies entspricht bei einer Knotenpunktentfernung von 3 mm (KÜHNE zit. bei HIRSCHBERG 1882, S. 510) einem morphologischen Sehwinkel von 0,08° bzw. 0,113°. Auf einem ERF-Durchmesser von 2° findet sich somit eine Reihe von etwa 20, oder auf die runde bis ovale Querschnittsfläche des ERF bezogen, eine Anzahl

von etwa 320 Rezeptorzellen gleichmäßig verteilt. Zwischen ihnen und der nachfolgenden Schicht der Bipolaren besteht eine Konvergenz von 3-10 Rezeptoren auf eine Bipolarzelle (GRÜSSER und FINKELSTEIN 1967). Von den Bipolaren wiederum konvergieren auf eine Ganglienzelle -im ERF-Querschnitt betrachtet- eine Anzahl von 95 - 250, entsprechend 11 - 18 Bipolaren pro ERF-Durchmesser (GRÜSSER und FINKELSTEIN 1967).
Noch plastischer wird der Eindruck von der Verflechtung des neuronalen Retinanetzes und deutlich die, zwischen Bipolar- und Ganglienzellschicht neben der horizontalen Konvergenz bestehende horizontale Divergenz, bezieht man in die Betrachtung die horizontale Ausdehnung der Dendritenzweige - für eine Bipolarzelle 20 - 80µ, eine Ganglienzelle 50 - 600µ Durchmesser (MATURANA et al. 1960) - sowie die Horizontalverbindung durch Amakrine und Horizontale mit ein.

Von der Retina aus ziehen die größtenteils unmyelinisierten Optikusfasern von 0.15-0.6µ Axondurchmesser in Bündeln zusammen mit den myelinisierten und ungeordnet -in Bezug auf die Retinalage ihrer Ganglienzellen- zum kontralateralen Tectum opticum. Sie endigen dort in vier voneinander getrennten Schichten des oberflächlichen Neuropils, das sich von der Oberfläche aus bis in eine Tiefe von etwa 220µ erstreckt (CAJAL 1955; MATURANA unveröff. zit. bei LETTVIN et al. 1960). Jede dieser Schichten zeigt eine exakte retinotopische Projektion auf das kontralaterale Tectum des Frosches. In den vier Schichten von Faserendigungen im Tectum entstehen vier continuierliche, einander kongruente Darstellungen der Retina, deren Struktur jeweils geprägt ist nach den entsprechenden, von den Ganglienzellen am visuellen Eingangsreiz vorgenommenen Transformationsprozessen (GAZE 1958a, b; GAZE und JACOBSON 1962; JACOBSON 1962). Auf eine zusätzliche ipsilaterale Projektion des, als Area centralis bezeichneten Retinabezirkes im rostralen Tectum opticum des Frosches weisen GAZE und JACOBSON (1962) hin.

Aus verhaltensphysiologischen Beobachtungen und histologischen Untersuchungen an Stamm- und Vorderhirn operierten Erdkröten (EWERT 1965) kann auf eine weitere Verarbeitung der Signale durch dem Tectum übergeordnete, zentrale Integrationszentren geschlossen werden. Da in dieser Arbeit auf sie jedoch nicht näher eingegangen werden soll, seien an dieser Stelle die anatomischen Strukturen dieser Zentren nicht näher dargestellt.

B. METHODIK

1. Präparation

Die dargestellten Untersuchungen wurden an etwa 50 europäischen Wasserfröschen (Rana esculenta) im Sommer und Herbst 1965 ausgeführt.
Die Tiere wurden durch Tubocurarin-Injektionen in den Lymphsack (0,1-0,3 mg je nach Größe des Frosches) immobilisiert, auf einem feuchten Schwamm fixiert und mit feuchter Gaze bedeckt. Nach Exzision der Kopfhaut einschließlich des Pinealorganes und nach Entfernung der frontoparietalen Schädelknochen mit dem Trepanationsbohrer, ließ sich die Dura mit zwei Pinzetten fassen, unter sorgfältiger Schonung der subduralen Gefäße stumpf spalten und zur Seite schlagen.
Ein Tropfen wassergesättigten Paraffins schützte die freigelegte Tectumoberfläche vor dem Austrocknen. Schließlich wurde die Nickhaut des linken Auges entfernt, das rechte Auge mit einem Stückchen schwarzen Papier abgedeckt, der Frosch auf einem kleinen Tierhalter befestigt und auf ein, in drei Ebenen verstellbares Support einer Drehbank in die Hemisphäre der Perimeterapparatur gebracht. Dort wurde das Support so eingestellt, daß das linke Auge des Frosches im Mittelpunkt der Perimeterhemisphäre lag. Eine besondere Immobilisierung der Augen war nicht erforderlich, da die Augenbewegungen des Frosches - Bulbusretraktion, geringe nystagmische Bulbusdrehungen sowie atem- und schluckabhängige

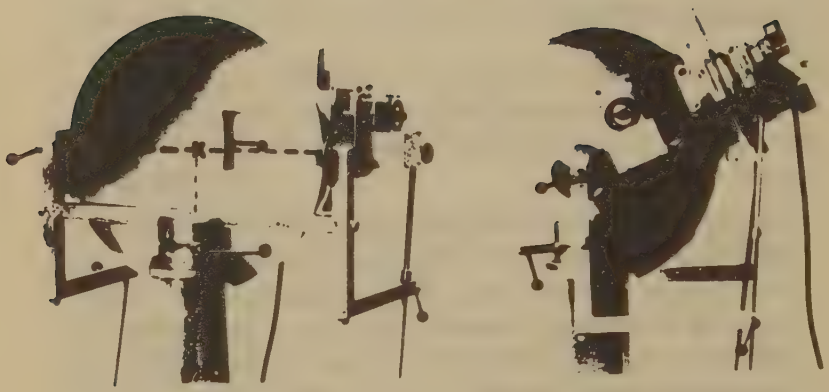
Mitbewegungen des Auges (SCHNEIDER 1954; BIRUKOW 1937) - durch die Curarewirkung aufgehoben werden. Zusätzlich verhinderte ein kleines, quer zwischen Oberkiefer und Zunge gelegtes Glasröhrchen schluck- und atemabhängige Augenmitbewegungen.

2. Reizapparatur

Die Versuche wurden mit einer von GRÜSSER und DANNENBERG (1965) beschriebenen Reizapparatur durchgeführt. Dabei wurden folgende Anforderungen an das Reizgerät gestellt (Ab. 2):

1. In einem Fenster der Perimeterapparatur sollen Reizmuster bewegt werden können.
2. Das Fenster soll so einzustellen sein, daß sein Zentrum im Mittelpunkt des exzitatorischen rezeptiven Feldes (ERF) jedes beliebigen abgeleiteten Neuron abgebildet wird.
3. Die Reizmuster, Papierpunkte mit einer definierten Grautönung auf dem Hintergrund eines ebenfalls definierten anders getönten Papieres, sollen schnell auswechselbar sein.
4. Die Reizmuster sollen sich im Fenster mit verschiedenen, genau reproduzierbaren Geschwindigkeiten bewegen können.

Eine innen mattgrau gestrichene Aluminiumhemisphäre von 25 cm Radius war mit zwei Stahlrahmen auf einem Stativ aus Gußeisen befestigt. Sie schirmte den Frosch gegen andere visuelle Einflüße aus der Umgebung des untersuchten ERF ab. Die Rahmen konnten gegeneinander um eine horizontale Achse gedreht und gemeinsam um die vertikale Achse, die durch das Froschauge geht, geschwenkt werden. Auf diese Weise war ein großer Teil der oberen Hälfte des Gesichtsfeldes Untersuchungen mit Reizmustern



Ab. 2:

Photographie der Reizapparatur. Die Position der Frösche war so, daß sich ein Auge im Schnittpunkt der (punktierten) Achse der Perimeter-Apparatur befand. Zur Verdeutlichung wurde ein sehr viel größerer Reizpunkt als bei den Experimenten photographiert.

zugänglich. Am Pol der Hemisphäre lag ein 10 mal 10 cm großes Fenster, durch welches der Frosch die verschiedenen Reizpunkte tangential zur Hemisphäre vorbeiziehen sah. Um die Fensteröffnung war ein Lichtrahmen von 16 gleichmäßig verteilten Lämpchen angebracht. Eine Mattglasscheibe zwischen Lämpchen und Reizmuster sorgte für eine homogene Ausleuchtung des Fensters. Die Leuchtdichteschwankungen innerhalb der Fensteröffnung waren kleiner als 5%. Die allgemeine Hintergrundbeleuchtung blieb während der Versuche konstant 640 asb.

16 Karten mit mattierten Graupunkten von verschiedenem Reflexionsgrad auf mattem weißem und schwarzem Hintergrund dienten als Reizmuster. Sie waren schnell auswechselbar hinter dem Perimeterfenster in einem Halterahmen befestigt. Die grauen Punkte wurden aus Agfa-Repro-Graukeilen in zwei Serien von 2 und 6 mm Durchmesser ausgestanzt und im Zentrum von weißen und mit Plakaschwarz bemalten schwarzen Karten von 20 mal 30 cm Größe versenkt.

Dieses Einkleben der Graupunkte in gleichgroße ausgestanzte Löcher im Hintergrundpapier vermied sicher Randschatten und erzeugte eine scharfe Punkt-Hintergrundgrenze.

Die Remissionswerte der verschiedenen Graupunkt- und Hintergrundpapiere wurden freundlicherweise von Prof. W. Richter im Institut für Lichttechnik der Bundesanstalt für Materialprüfung Berlin photometrisch bestimmt und lagen zwischen 0,91 und 0,02.

Der Halter für die Reizmusterkarten war auf einer Gleitschiene befestigt und wurde in horizontaler Richtung über eine Seilscheibe und dünne Drahtseile von einem Elektromotor mit Zehnganggetriebe bewegt. Über zwei verstellbare Mikroschalter, die beim Anschlag des Kartenhalters betätigt wurden, konnte die Laufrichtung des Reizpunktes geändert werden, so daß eine fast kontinuierliche Hin- und Herbewegung des Punktes mit verschieden einstellbarer Amplitude möglich war. Der Kartenhalter bewegte ein Potentiometer über das die Posi-

tion des Halters im Fenster als elektrische Spannung auf einem zweiten Kanal oszillographisch registriert wurde.
Die Winkelgeschwindigkeit des Reizmusters ließ sich in Stufen zwischen 0,05 bis $24^{\circ} \cdot sec^{-1}$ variieren. Bei Raumtemperaturen von 19-24° war die Schwankungsbreite der Winkelgeschwindigkeit kleiner als 0,5%.
In vertikaler Richtung konnte der Halter des Reizmusters mit einer Mikrometerschraube verstellt werden, so daß das Perimeterfenster vom Reizmuster in allen Höhen horizontal durchquert werden konnte.

3. Ableitung

Die von den Ganglienzellen der Retina ausgehenden Optikusfasern strahlen zum größten Teil in das kontralaterale Tectum opticum ein und endigen dort an Dendriten der Tectumzellen in verschiedenen oberflächlichen Schichten des Stratum griseum superficiale. Hier können ihre Aktionspotentiale abgeleitet werden.
Dazu wurden Mikrokapillaren verwandt, die nach einer Füllung mit Cerralow 134 (einer Indium-Bleilegierung) an der Spitze in einer Lösung von H_2PtCL_6 elektrolytisch platinisiert wurden (GESTELAND et al. 1959) und bei der mikroskopischen Kontrolle einen inneren Spitzendurchmesser von 0,5 bis 2,5µ, bei der Widerstandsmessung einen Widerstand von 100 bis 200 kΩ aufwiesen. Diese Elektroden eignen sich aufgrund ihres kleineren Widerstandes für die Registrierung von Aktionspotentialen markarmer und markloser Fasern, denen auch die hier untersuchten Klasse-2-Neurone mit ihrem geringen Axondurchmesser von 0,15 bis 0,6µ zugehören (MATURANA 1959; MATURANA et al. 1960), besser als die mit KCL-Lösung gefüllten. Als indifferente Elektrode diente ein Platinplättchen, das unter der Brust des Tieres zwischen den beiden Vorderextremitäten lag.

Die Mikroelektrode wurde an einem Mikrotrieb befestigt und mit einem hydraulischen, fernbedienbaren Mikromanipulator unter binokularer mikroskopischer Kontrolle in der rostralen Hälfte des Tectum opticum eingestellt. Im Gesichtsfeld des Frosches wurde darauf mit einem Reizpunkt das ERF bestimmt, anschließend die Perimeterapparatur so eingestellt, daß das gesamte, dem ERF entsprechende Gesichtsfeld innerhalb des Fensters lag und mit dem Mikromanipulator die Elektrodenposition vertikal verändert bis einzelne Klasse 2 Neurone registriert wurden. Bei der Ableitung war das Aktionspotential, über einen Tektronix 122-Vorverstärker verstärkt, als Vertikalausschlag auf einem Doppelstrahloszillographen (Tektronix 565 mit einer 3 A61 und 3 A4 Einschubeinheit) sichtbar und zur zusätzlich akustischen Kontrolle über einen Lautsprecher zu hören. Auf einem zweiten Kanal wurde der Spannungsabfall am Potentiometer zur Lagebestimmung des Reizpunktes registriert.

Die registriertechnische Isolierung der Aktionspotentiale verschiedener Fasern erfolgte unter optischer und akustischer Kontrolle. Zur Dokumentation und quantitativen Auswertung wurden die Entladungen sicher unterscheidbarer Neurone mit einer Tönnies-Kamera auf 60 mm Papierfilmstreifen aufgenommen.

Zwischen den einzelnen Registrierungen lagen Pausen von jeweils 15 sec Dunkelzeit und 60 sec Hellwartezeit, die notwendig waren, um den Einfluß neuronaler Adaptationserscheinungen auszuschalten (REICH-MOTEL und BUTENANDT 1965).

4. Definition des Kontrastes

Die Reizgröße, der physikalische Kontrast C wird in dieser Arbeit definiert als die Differenz zwischen den Remissionswerten des jeweiligen Graupunktes (I_p) und seinem Hintergrund (I_h) bezogen auf den Remissionswert des Hintergrundes:

$$C = (I_h - I_p) / (I_h)$$

Unter Beachtung des Vorzeichens ergeben sich dabei positive Kontrastwerte für Punkte auf hellerem Hintergrund und negative dann, wenn der Hintergrund dunkler ist als der Punkt.

Folgende positive Kontraste wurden angewandt:

C_a	= 0,978	C_d	= 0,625	C_g	= 0,091
C_b	= 0,912	C_e	= 0,484		
C_c	= 0,735	C_f	= 0,256		

Bei Empfindlichkeitsmessungen menschlicher Kontrastwahrnehmung wird häufig eine andere Definition angewendet und der Kontrastwert (C) als Quotient aus Differenz und Summe der Reizmuster-remissionswerte errechnet:

$$C^* = (I_h - I_p) / (I_h + I_p)$$

Diese Definition C^* erweist sich vor allem dann als günstig, wenn Hell-Dunkel-Streifenmuster als Testfelder angewandt werden, bei denen der räumliche Betrag von Hell- und Dunkelwerten im Gesamtmuster gleich groß ist.

Für den Vergleich zwischen neuronaler Aktivität und verschiedenen positiven und negativen Kontrasten ergibt sich bei dieser Definition C^* der Vorteil, daß die Kontraststärke ($-C_p$) eines weißen Punktes auf schwarzem Hintergrund und die eines schwarzen Punktes auf weißem Hintergrund (C_p) sich nur durch das Vorzeichen unterscheiden, vorausgesetzt, daß gleicher Punkt und Hintergrund jeweils gleiche Remissionswerte aufweisen.

Einige in dieser Arbeit erhaltene Daten werden unter Berücksichtigung beider Kontrastdefinitionen dargestellt.

C. ERGEBNISSE

1. Klassifikation

Die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Resultate wurden aus Versuchen an Neuronen der Klasse-2 ermittelt.

Diese Neurone werden seit LETTVIN et al. (1959, 1960, 1961) als "movement gated dark convex boundary detectors", als "moving or changing contrast detectors" oder als "convex edge detectors" bezeichnet. GAZE und JACOBSON (1963) sowie GRÜSSER-CORNEHLS et al. (1963; GRÜSSER et al. 1964; 1966) konnten zeigen, daß Konvexität keine Invariante dieser Neuronenklasse darstellt. Wir benützen daher die neutralere Bezeichnung "Klasse-2-Neurone".
Das Erregungsverhalten der, in den hier geschilderten Versuchen registrierten Neurone stimmte im wesentlichen mit den erstmals von LETTVIN et al. aufgestellten klassenspezifischen Merkmalen überein (s. S. 3).
Einige unter ihnen zeigten jedoch eine abweichende Reaktionsweise gegenüber diffusen Hell-Dunkelreizen: Beantworteten die meisten Neurone - entsprechend der LETTVINschen Beobachtungen - einen diffusen Hell-Dunkelwechsel nicht, so reagierten etwa 30% darauf nach einer Latenzzeit von 2-5 Sekunden mit einer niederfrequenten Impulsserie. Bei anderen löste das Einsetzen eines diffusen Lichtreizes nach geringer Latenz eine kurze Entladungssalve aus, wenn sich in der Mitte des rezeptiven Feldes ein dunkler Reizpunkt auf einem weißen Hintergrund befand.

2. Kontrastabhängiges Verhalten der Erregungsgrößen

Die Registrierungen der Erregung eines Klasse-2-Neuron während mehrerer Felddurchquerungen von Punkten verschiedener Grautönung (Ab. 1) demonstrierten eine Kontrastabhängigkeit des Aktivierungsmusters dieses Neuron.
Wir prüften drei Größen der neuronalen Erregung auf ihre Kontrastabhängigkeit:

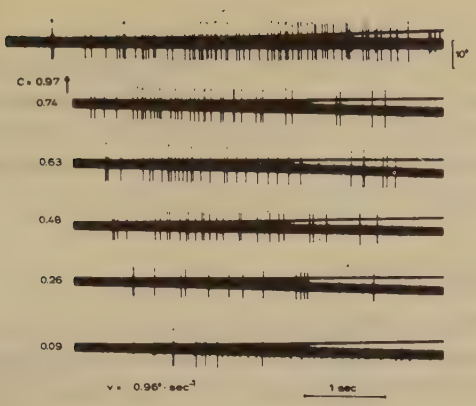
1. Die gesamte Impulszahl (GE) bei einer Durchquerung des rezeptiven Feldes auf einer horizontalen Punktbahn durch das Feldzentrum.
2. Die mittlere Entladungsrate (R)(in Impulsen pro sec), d.h. die Gesamtimpulszahl je Felddurchquerung geteilt durch die Zeit vom ersten bis letzten Impuls.
3. Die "funktionelle" Größe des exzitatorischen rezeptiven Feldes (ERF_f).

   Als Maß seiner "wirklichen" Größe (^{o}) wurde unter Standardbedingungen (Konstanz von Punktgröße P, -geschwindigkeit v und -kontrast C) die räumliche Ausdehnung der Querachse des ERF (^{o}) im Gesichtsfeld des Frosches aus der Zeit (sec) zwischen erster und letzter Entladung bestimmt während einer Felddurchquerung eines Reizpunktes in beiden Richtungen und jeweils ein halber Punktdurchmesser abgezogen. (Die Standardwerte für die Reizparameter betrugen $P=1,4^o$; $C=0,97$; $v=0,96^o.sec^{-1}$).

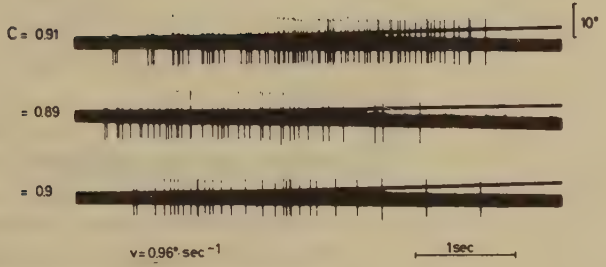
   In allen Experimenten mit konstanter Winkelgeschwindigkeit wurde die "funktionelle" Größe des ERF_f (sec) angegeben als Zeitdauer, während der ein Reizpunkt bei der Felddurchquerung zu Entladungen führt, entsprechend der Beziehung $ERF_f = \frac{GE}{R}$ (sec).

   In Versuchen, in denen die Winkelgeschwindigkeit variierte, wurden sowohl die Größe des ERF (^{o}) als auch des ERF_f (sec) auf ihre Kontrastabhängigkeit hin untersucht.

Ab. 1 a



Ab. 1 b



Ab. 1:

Neuron der Klasse-2 (Rana esculenta). Reaktion auf Graupunkte verschiedener Kontraststärke, die mit konstanter Geschwindigkeit durch das ERF bewegt werden. Die Position der Reizpunkte innerhalb des ERF wird durch einen zweiten Oszillographenstrahl angegeben. Vertikale Eichung 10 Winkelgrad. Eine Bewegung der Reizpunkte nach rechts lenkt den Strahl nach oben ab. (Winkelgröße der Reizpunkte 1,4°, ihre Winkelgeschwindigkeit $0{,}96°.sec^{-1}$). Mit abnehmender Kontraststärke verringert sich die neuronale Aktivität. Aus der quantitativen Analyse dieser Art von Antworten wurden die Daten der Ab. 3 u. 4 errechnet.

Ab. 1a: Reizung mit positiven Kontrasten (Graupunkte auf weißem Hintergrund)

Ab. 1b: Gleiches Neuron wie Ab. 1a) Reizung mit negativen Kontrasten (Graupunkten auf schwarzem Hintergrund)

Wie aus Ab. 1 hervorgeht, werden alle drei Größen umso kleiner, je schwächer der Punkt-Hintergrundkontrast gewählt wurde. Mit dieser Reizmethode, unter Verwendung derselben Punktgröße, Kontraste und Winkelgeschwindigkeiten wurden 40 Neurone getestet.

a) Entladungsraten

Die quantitative Auswertung aller Reizantworten und die graphische Auftragung der Mittelwerte der Impulsrate (R) gegen die Kontraststärke (C) ergab eine Potenzfunktion folgender Art

$$R = k_R . C^{m_R} \text{ (Impulse . sec}^{-1}) \quad \text{(Gleichung 1)}$$

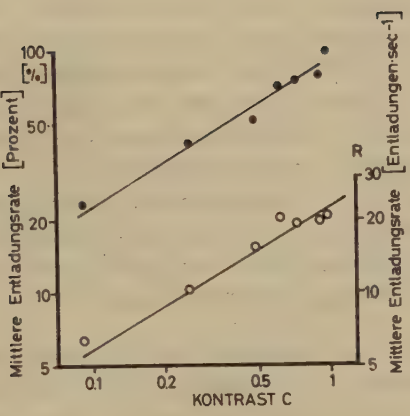
Dabei bedeuten:

R = Impulsrate (Impulse . sec^{-1})
C = Kontrast
k_R = eine Größe, die für die hier gewählten Versuchsbedingungen eine Konstante darstellt und wie gezeigt wird von Punktgröße, Position des Reizpunktes sowie von der metabolischen Situation des Frosches beeinflußt wird.

Durch Logarithmieren der Potenzfunktion erhält man

$$\log R = \log k_R + m_R . \log C \quad \text{(1a)}$$

also eine Gerade, wenn für beide Koordinaten logarithmische Maßstäbe gewählt werden.
Log k und m wurden unter Verwendung sämtlicher Einzelwerte mit der Methode der kleinsten Abweichungsquadrate, nach vorausgehender Logarithmierung der empirisch ermittelten Einzelwerte errechnet. Für die beschriebenen Versuchsbedingungen ergaben sich $m_R = 0,6$ und $k_R = 23$
In Ab. 3 ist die so erhaltene Regressionsgerade eingetragen. Die eingezeichneten Punkte sind die Mittelwerte aus den Entladungsraten eines jeden Kontrastes. Die Logarithmierung der Originalwerte und die Umrechnung



Ab. 3:

Abhängigkeit der durchschnittlichen Entladungsrate (Ordinate) von der Kontraststärke des Reizpunktes (Abszisse). Mittelwerte von 40 Klasse-2-Neuronen (Rana esculenta), die mit 7 Graustufen auf weißem Hintergrund (positiver Kontrast) getestet wurden. Auf der rechten Ordinate werden die unnormierten, auf der linken Ordinate die normierten Werte (s. Text) der durchschnittlichen Entladungsraten angezeigt. (Winkelgeschwindigkeit der Reizpunkte $0{,}96^{\circ}.sec^{-1}$). Die Regressionsgerade mit der Steigung m=0,6 ist eingezeichnet.

mit Hilfe der Formel für die Regressionsgleichung entspricht der Bildung eines geometrischen Mittelwertes.

Für ein stärkeres Abweichen etwa der mittleren Entladungsrate für den Kontrast C = 0,625 ist eine Ungenauigkeit verantwortlich zu machen, auf die später noch getrennt eingegangen werden soll. Sie steht mit der jahreszeitlichen Abhängigkeit der Entladungsrate in Zusammenhang und wird dadurch bedingt, daß prozentual mehr Werte der aktiveren Neurone aus den Herbstversuchen in den Mittelwert der Entladungsrate für den Kontrast C = 0,625 eingegangen sind, als in die Gesamtzahl der Ableitungen. Ab. 3 zeigt ferner die Regressionsgerade der normierten Entladungsraten und die dazugehörigen Mittelwerte. Diese Normierung wurde für jedes Neuron getrennt berechnet, indem die Entladungsrate der Antwort auf den höchsten Kontrast (C = 0,971 gleich 100%) bezogen wurde.

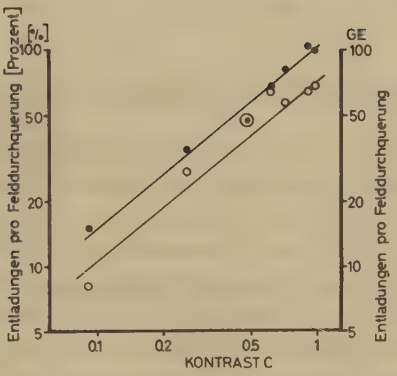
Die Ungenauigkeit, die aufgrund der jahreszeitabhängigen, starken Schwankungen der Entladungsraten verschiedener Neurone in den nicht normierten Werten liegt, wird so eliminiert und in der normierten Geraden die Einflüße ausgeglichen, die auf die ungleichmäßige Beteiligung von, in verschiedenen Jahreszeiten registrierten Neuronen zurückzuführen sind.

b) Gesamtentladung

Bei der Suche nach der Beziehung zwischen einer weiteren untersuchten Größe in der Reizantwort, die Gesamtimpulszahl (GE), zur Kontrastgröße ergab sich wie für die Kontrastabhängigkeit der Impulsrate eine Potenzfunktion:

$$GE = k_{GE} \cdot C^{m_{GE}} \qquad \text{(Gl. 2)}$$

Die Regressionsgerade der logarithmierten Form von Gleichung 2 unterscheidet sich von der der Impulsrate in den Werten für den Anstieg und das absolute Glied, die für die hier geltenden Versuchsbedingungen $m_{GE} = 0,83$



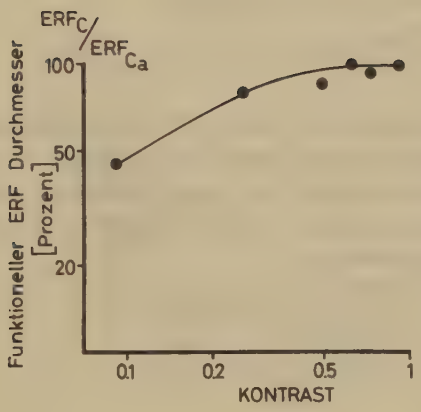
Ab. 4:

Abhängigkeit der Gesamtimpulszahl (Ordinate) von der Kontraststärke (Abszisse) des Reizes während der ERF-Durchquerung mit 1,4° großen Graupunkten verschiedener Kontraststärke auf weißem Hintergrund (positiver Kontrast). Auf der rechten Ordinate werden die unnormierten, auf der linken Ordinate die normierten Werte der Gesamtimpulszahl (s. Text) angezeigt. Die Regressionsgerade mit der Steigung m=0,83 ist eingezeichnet.

und $k_{GE} = 78$ betragen.
Ab. 4 zeigt die normierte und nicht normierte Gerade mit den entsprechenden Mittelwerten. Auch hier konnten die Schwankungen der neuronalen Aktivität unter den Einflüßen der Jahreszeit durch die Normierung ausgeglichen werden.

c) Größe des exzitatorischen rezeptiven Feldes

Die dritte auf ihre Kontrastabhängigkeit untersuchte Größe ist der Querdurchmesser des exzitatorischen rezeptiven Feldes (ERF). Die funktionelle Organisation des rezeptiven Feldes (RF) der, besonders auf Bewegungswahrnehmung spezialisierten Klasse-2-Neurone der Froschretina, seine Gliederung in ein exzitatorisches rezeptives Feld (ERF) von ca. 2-5° Durchmesser und in ein umliegendes, größeres inhibitorisches rezeptives Feld (IRF) von ca. 6-8° Durchmesser, ist seit den Arbeiten von GAZE und JACOBSON (1963) sowie von GRÜSSER-CORNEHLS et al. (1963; GRÜSSER et al. 1964; 1966) bekannt.
Voraussetzung für die Brauchbarkeit der Dauer (sec) von dem ersten bis zum letzten Impuls bei einer Felddurchquerung des Reizpunktes als Maß für die Größe des ERF ist, daß der Punkt kleiner ist als das ERF. Nur so kann ein Einfluß des sonst simultan gereizten inhibitorischen rezeptiven Umfeldes auf die innerhalb des exzitatorischen rezeptiven Feldes ausgelöste neuronale Aktivierung vermieden werden. Die oben zitierten Werte für die Größe des ERF wurden durch Reizung mit hellen Lichtpunkten bzw. hohen Kontrasten gewonnen. Gleiche Werte ergaben sich in den hier mitgeteilten Messungen bei Felddurchquerungen mit dem höchsten Kontrast C_a. Die kleineren ERF_c-Werte, beim Reizen mit schwächeren Kontrasten, wurden normiert, indem sie auf diesen höchsten ERF_a-Wert des jeweiligen Neuron bezogen wurden. Das Verhältnis $\log ERF_c / ERF_a$ ist in Ab. 5 gegen den Logarithmus der getesteten



Ab. 5:

Einfluß der Kontraststärke des Reizpunktes (Abszisse) auf die Größe des funktionellen ERF. Die kleineren, beim Reizen mit schwächeren Kontrasten gewonnenen ERF_c - Werte wurden normiert, indem sie auf das größte, unter Standardbedingungen (Punktgröße $1,4^{\circ}$; Kontrast C=0,97; Winkelgeschwindigkeit $v=0,96^{\circ} \cdot sec^{-1}$) gemessene ERF_{Ca} bezogen wurden. Die Winkelgröße der Reizpunkte betrug $1,4^{\circ}$, ihre Winkelgeschwindigkeit $0,96^{\circ} \cdot sec^{-1}$. Im Bereich von C<0,5 fügen sich die Punkte in eine Gerade.

Kontraste aufgetragen. Im Bereich von Kontrastwerten unter 0,5 fügen sich die Punkte in eine Gerade.

Da zwischen den drei Größen Impulsrate (R), Gesamtimpulszahl (GE) und ERF die Beziehung besteht

$$R = \frac{GE}{ERF\ (sec)} \qquad \text{(Impulse pro sec)} \qquad \text{(Gl.0)}$$

und - wie bereits dargelegt - für die Kontrastabhängigkeit von R und GE eine Potenzfunktion (Gl. 1 und 2) mit jeweils verschiedenem Anstieg ($m_{GE} \neq m_R$) gefunden wurde, gilt für die kontrastabhängige Veränderlichkeit des ERF ebenfalls eine Potenzfunktion

$$ERF = k_{ERF} \cdot C^{m_{ERF}} \quad \text{genauer (Gl. 3)}$$

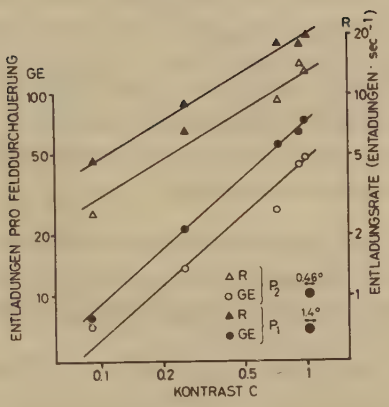
$$ERF = \frac{k_{GE}}{k_R} \cdot C^{m_{GE} - m_R}$$

3. Einfluß der Variation von Reizgrößen auf die Erregung

In den Experimenten, die zur Formulierung der Kontrastabhängigkeit von R, GE und ERF führten, blieben die Versuchsbedingungen unverändert: Es wurde mit gleichbleibender Winkelgeschwindigkeit (v), Punktgröße (P) und gleichem Kontrastvorzeichen gereizt. Im folgenden soll untersucht werden, in welcher Weise sich Veränderungen dieser Reizgrößen auf die Kontrastabhängigkeit von R, GE und ERF auswirken.

a) Winkelgröße des Reizpunktes

In den bisherigen Versuchen wurde mit der Punktgröße P_1 gereizt, deren Durchmesser von 0,6 mm = $1,4^0$ (ca. 50% des ERF-Durchmessers) im Gesichtsfeld des Frosches ausmachte. In Untersuchungen an 10 Neuronen kam eine Kontrastserie zur Anwendung, deren Reizpunkte P_2 einen Sehwinkel von $0,46^0$ (ca. 15% des ERF Durchmessers) einschlossen.



Ab. 6:

Einfluß der Punktgröße des Reizes auf die Abhängigkeit der durchschnittlichen Impulsfrequenz (re Ordinate) sowie der Gesamtimpulszahl (li Ordinate) von der Kontraststärke (Abszisse) bei der ERF-Durchquerung mit zwei Graupunktserien unterschiedlicher Reizpunktgröße (P_1=1,4°; P_2=0,46°) und einander entsprechenden positiven Kontraststufen. Mittelwerte von je 10 Neuronen der Klasse-2 (Rana esculenta). Die Potenzfunktion zwischen Entladungsrate und Kontraststärke weist für beide Punktgrößen den gleichen Exponenten auf. (m=0,6).

Die Kontraste der Serie waren gleich denen der Punkte P_1, die Winkelgeschwindigkeit des Punktes blieb konstant $0{,}96^{\circ} \cdot sec^{-1}$. Ab. 6 zeigt Entladungsraten und Gesamtentladungen der Erregungen, die mit kleineren Punkten ausgelöst wurden, aufgetragen gegen den Kontrast (offene Symbole). Auch hier läßt sich eine lineare Abhängigkeit zwischen log C und log R bzw. log GE feststellen. Zum Vergleich sind GE und R der Ableitungen von 10 mit P_1 gemessenen Neuronen aufgetragen (ausgefüllte Symbole), die derselben Versuchsperiode im Frühsommer entstammen.

Die mit kleinen und großen Punkten erhaltenen Geraden verlaufen parallel. Es bleiben also der Exponent in der Gleichung 1 und entsprechend der Anstieg in der logarithmierten Form von Gl. 1a erhalten.
Die Verkleinerung der Punktgröße um ca. 32% bewirkte lediglich eine Verringerung der Konstanten k_R und k_{GE}. Anhand dieser Befunde läßt sich nicht entscheiden, ob dieses, von der Punktgröße abhängige Glied in die Gl. 1 und 2 als Faktor oder als Summand von k_R bzw. k_{GE} eingeht. Unveröffentlichte Untersuchungen von GRÜSSER- CORNEHLS et al. und neuere von GRÜSSER et al. (1967; BUTENANDT und GRÜSSER 1968) zeigten eine Abhängigkeit der Gesamtentladung und Entladungsrate vom Logarithmus der Winkelgröße des Reizpunktes (A). Die Punktgröße geht danach als Faktor in die Gleichung 1 und 2 ein, in der allgemeinen Formulierung

$k_R = k_R' \cdot \log A$ (Gl. 4)

$k_{GE} = k_{GE'} \cdot \log A$ (Gl. 5)

so lange $0{,}2^{\circ} \leqslant P \leqslant 3^{\circ}$ i.e. P kleiner ist als das ERF

Durch Einsetzen von Gl. 4 und 5 in die Gleichungen 1 und 2 ergibt sich

$$R = k_{R'} \cdot \log A \cdot C^{0,6} \quad \text{(Gl. 6)}$$

$$GE = k_{GE'} \cdot \log A \cdot C^{m_{GE}} \quad \text{(Gl. 7)}$$

oder in der von BUTENANDT (in GRÜSSER et al. 1967) angegebenen Form unter Berücksichtigung einer Schwellengröße

$\dot{A}^*$, die abhängig ist von Kontraststärke und Geschwindigkeit des Reizpunktes:
(für Punkte kleiner als das ERF)

$$R = k \cdot \log \frac{A}{\dot{A}^*} \quad (\text{Impulse} \cdot \sec^{-1})$$

A = Punktgröße

In der Ab. 6 beträgt die vertikale Distanz zwischen den Geraden $R = f(C)$: 0,187. Es ist also (Gl. 4)

$$a \log P_1 - a \log P_2 = 0{,}187 \quad \text{(Gl. 8a)}$$

entsprechend für GE (Gl. 5)

$$b \log P1 - b \log P2 = 0{,}182 \quad \text{(Gl. 8b)}$$

Vernachlässigt man diese innerhalb der Streuung der Kurven gelegene Differenz, so kann man setzen:

$$a (\log P_1 - \log P_2) \doteq b (\log P_1 - \log P_2) \quad \text{(Gl. 9)}$$

$$a = b$$

Danach und auf Grund der Gl. 0 ergibt sich für den Punktgrößen abhängigen Faktor des ERF (k_{ERF} der Gl. 3)

$$k_{ERF} = \frac{a \cdot \log P}{b \cdot \log P} = 1 \quad \text{(Gl. 10).}$$

Durch Einsetzen der Werte von P_1 und P_2 in die Gleichungen 8a und 8b erhält man die empirischen Werte für
$a = 0{,}37$ und $b = 0{,}39$.

Innerhalb eines bestimmten Bereiches wirkt sich die Veränderung der Punktgröße also lediglich auf k_R und in demselben Verhältnis auf k_{GE} aus, nicht dagegen auf die Größe des funktionellen ERF. Bei sehr kleinen Punkten, deren Durchmesser geringer ist als etwa 10% des ERF-Durchmessers sowie bei Punkten, die größer sind als das ERF, nimmt das funktionelle ERF an Größe ab. (BUTENANDT persönliche Mitteilung März 1968).

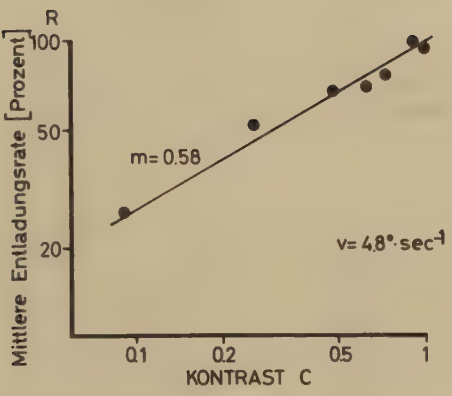
b) Winkelgeschwindigkeit des Reizpunktes

Die Abhängigkeit der Erregungsgrößen R und GE von der Reizpunktgeschwindigkeit wurde von FINKELSTEIN und GRÜSSER (1965) GRÜSSER und FINKELSTEIN (1967) untersucht. Es ergab sich für die Beziehung zwischen mittlerer Entladungsrate (R) und der Punktgeschwindigkeit (v) eine Potenzfunktion für $0{,}05^{\circ} \cdot \sec^{-1} \leqslant v \leqslant 10^{\circ} \cdot \sec^{-1}$, mit dem Exponenten $m_v = 0{,}7$, der für Geschwindigkeiten größer als $10^{\circ} \cdot \sec^{-1}$ abnahm.

$$R = k \cdot v^{0{,}7}$$

Hier werden Ergebnisse von Reizexperimenten an 10 Neuronen mitgeteilt, die mit einer Kontrastserie von $1{,}4^{\circ}$ Punktgröße gewonnen wurden. Die Winkelgeschwindigkeiten lagen zwischen 0,96 und $24^{\circ} \cdot \sec^{-1}$.
Die Mittelwerte der normierten Entladungsraten R aus allen 10 Neuronen sind in Ab. 20 dargestellt.
Die Ab. 7 und 8 zeigen Auswertungen der Reizantworten zweier Neurone unter verschiedenen Gesichtspunkten: In Ab. 7a und 8a verbindet jede der Geraden die Ratenwerte, die mit verschiedenen Kontrastpunkten bei gleicher Winkelgeschwindigkeit registriert wurden. Es ergibt sich daraus eine Abnahme der Impulsrate wenn die Graupunkte langsamer durch das Gesichtsfeld geführt werden. Analog den Folgerungen für die Abhängigkeit von der Winkelgröße des Reizpunktes aus Ab. 6 läßt sich auch hier aus der Parallelität der Geraden schließen, daß die Winkelgeschwindigkeit lediglich das absolute Glied der Gleichung 1b beeinflußt, nicht dagegen den Anstieg m_R.
Die geschwindigkeitsabhängige Variable geht also in k_R und k_{GE} der Gl. 1 als Faktor ein.
Damit kommen wir zu einer neuen Aufgliederung des Gliedes k_R in der Gl. 1, das für konstante Winkelgeschwindigkeit und Punktgröße eine Konstante darstellte

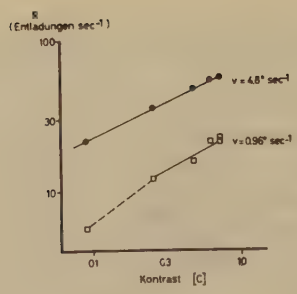
$$k_R = k_{R''} \cdot v^{d} \qquad \text{für } v \leqslant 10^{\circ}/\text{sec} \qquad \text{(Gl. 14)}$$



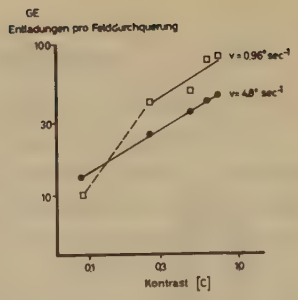
Ab. 20:

Einfluß der Winkelgeschwindigkeit auf die Beziehung zwischen der durchschnittlichen Entladungsrate (Ordinate) und der Reizkontraststärke (Abszisse). Mittelwerte aus 10 Klasse-2-Neuronen (Rana esculenta). Reizung mit 1,4° großen Graupunkten auf weißem Hintergrund (positiver Kontrast) und der Winkelgeschwindigkeit $v=4.8^{\circ} \cdot sec^{-1}$. Die Regressionsgerade mit der Steigung m=0.58 ist eingezeichnet. Sie weist gegenüber der, für die Winkelgeschwindigkeit $v=0.96^{\circ} \cdot sec^{-1}$ errechneten, in guter Näherung, den gleichen Anstieg auf.

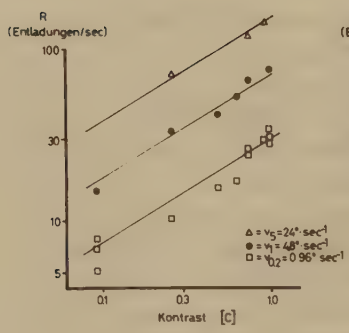
Ab. 7a



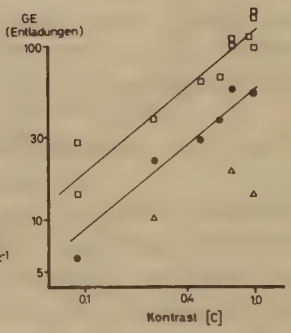
Ab. 7b



Ab. 8a



Ab. 8b



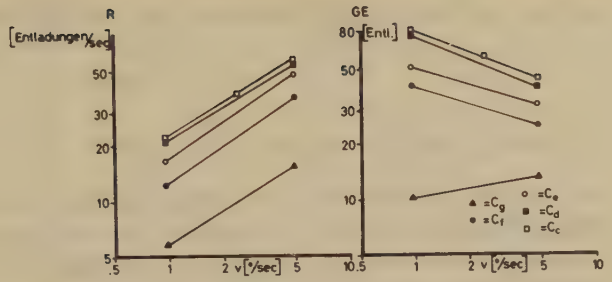
Ab. 7 u. 8:

Beziehung zwischen der Kontrastabhängigkeit der Erregung und der Winkelgeschwindigkeit des Reizpunktes. Auswertung der Reiantwort zweier Neurone der Klasse-2 (Rana esculenta) unter verschiedenen Gesichtspunkten. (Punktgröße 1,4°; Winkelgeschwindkeit zwischen v_1=0.96° .sec^{-1}; v_2=4,8° .sec^{-1} und v_3=24°.sec^{-1} positive Kontrastserie)

Ab. 7a u. 8a: Abhängigkeit der durchschnittlichen Entladungsrate (Ordinate) von der Kontraststärke (Abszisse des Reizes bei Winkelgeschwindigkeiten des Reizpunktes von v_1=0,96°. sec^{-1}; v_2=4,8°.sec^{-1}. Die Potenzfunktion zwischen Entladungsrate und Kontraststärke weist für beide Winkelgeschwindigkeiten etwa den gleichen Exponenten auf (0,5).

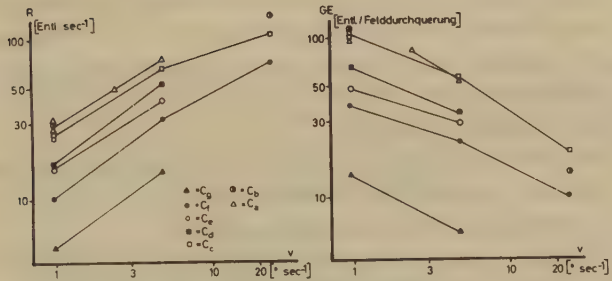
Ab. 7b u. 8b: Abhängigkeit der Gesamtimpulszahl (Ordinate) von der Kontraststärke (Abszisse) des Reizes. (v_1=0,96°.sec^{-1}; v_2=4,8°.sec^{-1}). Auch hier gleicher Exponent in der Potenzfunktion zwischen Entladungsrate und Kontraststärke bei beiden Winkelgeschwindigkeiten.

Ab. 7e



Ab. 7f

Ab. 8e



Ab. 8f

Ab. 7e u. 8e: Darstellung der Potenzfunktion zwischen Entladungsrate (Ordinate) und Winkelgeschwindigkeit (Abszisse) bei Reizung mit verschiedenen Kontrasten. Die verschiedenen Geraden entsprechen den jeweiligen Kontrasten. Die Anstiege zwischen Punkten der Winkelgeschwindigkeit 0.96 bis 4.8°.sec^{-1} liegen in Ab. 7e zwischen 0.59 und 0.71 und in Ab. 8e zwischen 0.57 und 0.61. Über die Abweichungen im Geschwindigkeitsbereich 5°.sec^{-1} s. Text.
Der parallele Verlauf der Verbindungslinien zwischen Punkten entsprechender Kontraste zeigt, daß der Exponent d unabhängig von C konstant bleibt.

Ab. 7f u. 8f: Zu Ab. 7e und 8e analoge Darstellung der Potenzfunktion zwischen Gesamtimpulszahl (Ordinate) und Winkelgeschwindigkeit (Abszisse). Eine zunehmende Winkelgeschwindigkeit bewirkt eine Abnahme der Gesamtentladungen. Der negative Anstieg der Verbindungslinien zwischen Punkten, die aus Reizungen mit hohen Kontrasten entstammen, weist Beträge auf, die in Ab. 7f zwischen 0.32 und 0.40, in Ab. 8f zwischen 0.32 und 0.38 liegen. Über die Abweichungen im Geschwindigkeitsbereich 5°.sec^{-1} s. Text.

und bei konstanter Punktgröße weiter zu den Gleichungen

$$R = k_{R''} \cdot v^{d} \cdot C^{m_R} \qquad \text{(Gl. 12)}$$

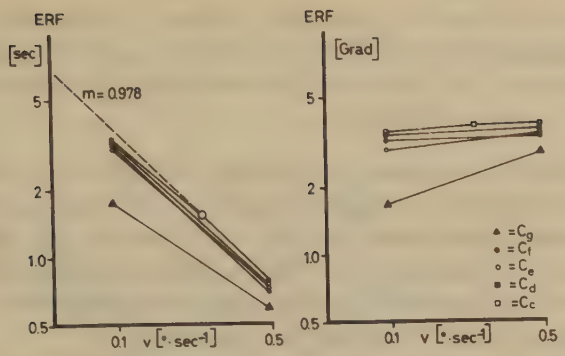
und

$$\log R = \log k_{R''} + d.\log v + m_R \cdot \log C \qquad \text{(Gl. 13)}$$

Die Geraden in den Ab. 7e und 8e sind Darstellungen dieser Funktion $\log R = f(\log v)$, die verschiedenen Geraden entsprechen den jeweiligen Kontrasten. Die Anstiege zwischen Punkten der Winkelgeschwindigkeit $0{,}96^{\circ} \cdot sec^{-1}$ bis $4{,}8^{\circ} \cdot sec^{-1}$ liegen in Ab. 7e zwischen 0,59 und 0,71 und in Ab. 8e zwischen 0,57 und 0,61. Diese Werte für den Exponenten der Gl. 11 stimmen gut mit den Werten überein, die sich aus den Befunden von FINKELSTEIN und GRÜSSER (1965) für diesen Geschwindigkeitsbereich ergeben.
Der parallele Verlauf der Verbindungslinien zwischen Punkten entsprechender Kontraste zeigt, daß der Exponent d unabhängig von C konstant bleibt.-
Für den höheren Geschwindigkeitsbereich von 4,8 bis $24^{\circ} \cdot sec^{-1}$ finden wir dieselben Abweichungen von dem in Gleichung 13 angegebenen Verhalten, die auch GRÜSSER und FINKELSTEIN oberhalb einer Grenze von $5\text{-}10^{\circ} \cdot sec^{-1}$ beobachteten.
Die Kontrastabhängigkeit der Gesamtentladungen bei verschiedenen Geschwindigkeiten ergibt sich aus den Ab. 7b und 8b. Auch hier lassen sich die Punkte der Kontraste c_a bis c_g Geraden zuordnen, die parallel verlaufen. Lediglich die kleinsten Kontrastwerte und die höchsten Geschwindigkeitsstufen zeigen größere Abweichungen. Die Gesamtentladung verhält sich anders als die Entladungsrate, da eine zunehmende Winkelgeschwindigkeit eine Abnahme der Entladungen bewirkt. Dies geht aus den Auftragungen des log GE gegen log v hervor, die Ab. 7f und 8f zeigen. Der negative Anstieg der Verbindungslinien zwischen Punkten, die aus Reizungen mit hohen Kontrasten stammen, weist Beträge auf, die in Ab. 7f zwischen 0,32 und 0,40, in

b. 7c

Ab. 7d

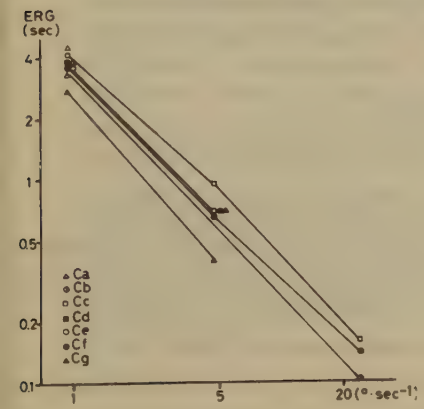


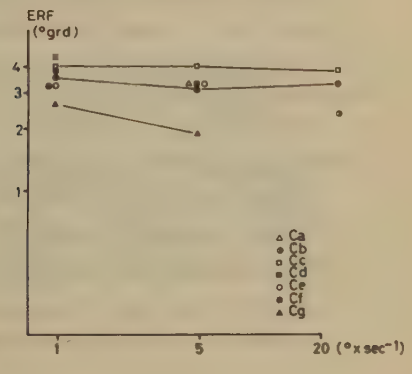
b. 7c u. 8c: Beziehung zwischen der Größe des funktionellen ERF (sec) (Ordinate) und der Winkelgeschwindigkeiten (Abszisse) bei verschiedenen Kontraststärken des Reizpunktes. Die Verbindungslinie zwischen Punkten entsprechender Kontraste fallen um Beträge ab, die in guter Näherung 1,0 ausmachen.

b. 7d u. 8d: Konstanz der Größe des "wirklichen" ERF (Grad) (Ordinate) bei der Aktivierung durch Reizpunkte verschiedener Kontraststärke, die mit verschiedenen Winkelgeschwindigkeiten (Abszisse) durch das ERF bewegt werden.

b. 8c

Ab. 8d





Ab. 8f zwischen 0,32 und 0,38 liegen. Die höchste Geschwindigkeitsstufe in Ab. 8f von 24° . sec^{-1} zeigt Abweichungen, die sich entsprechend denen der Entladungsrate in Ab. 8e verhalten.

Die Beziehung zwischen der Größe des funktionellen ERF_f und verschiedenen Geschwindigkeiten bei Reizung mit verschiedenen Kontrasten ist in Ab. 7c und 8c als log ERF gegen log v aufgetragen. Die Verbindungslinien zwischen Punkten entsprechender Kontraste fallen dabei um Beträge ab, die in guter Näherung 1.0 ausmachen.
Auf Grund dieser empirisch ermittelten Werte erhält man in einem bestimmten Gültigkeitsbereich für C=konstant

$$ERF_f = 1/v \cdot konst. \quad (sec)$$

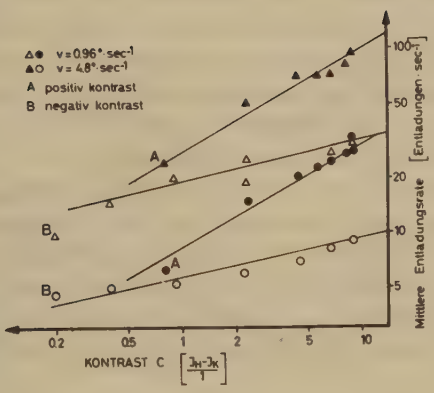
und - da diese ERF_f Werte Zeiten darstellen, in denen der jeweilige Reizpunkt bei der Felddurchquerung zu Entladungen führt - nach Multiplikation mit der Geschwindigkeit v $^{\circ}$. sec^{-1} die Größe des ERF in Winkelgraden (als Maß für die räumliche Ausdehnung der Querachse des ERF im Gesichtsfeld des Frosches)

$$ERF^{\circ} = konst. \quad (Gl. 14)$$

Dies sollen die Ab. 7d und 8d veranschaulichen.
Eine Abnahme der ERF Größe ($^{\circ}$) und der Gesamtentladungszahl für sehr schwache Kontraste bei sehr niedrigen Geschwindigkeiten weisen auf den Einfluß einer, bei den einzelnen Neuronen unterschiedlich ausgeprägten Aktivierungsschwelle der Erregung hin (Ab. 7f und 7d).

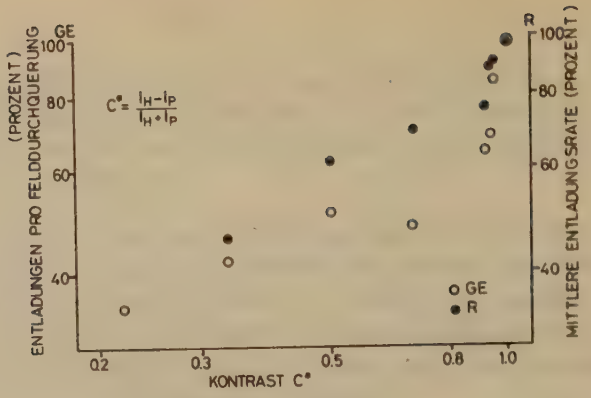
c) Umkehr des Kontrastvorzeichens
Reizung mit Graupunkten auf schwarzem Hintergrund

Insgesamt 11 Neurone wurden mit einer Kontrastserie von hellen Punkten von $1,4^{\circ}$ Durchmesser auf schwarzem Hintergrund gereizt. Zum Vergleich wurden jeweils auch die Kontrastserien der Graupunkte auf weißem Grund mitgetestet. Ab. 13 zeigt das Verhalten eines dieser Neurone. Hier wurden die zwei Punktserien jeweils mit den Geschwindig-

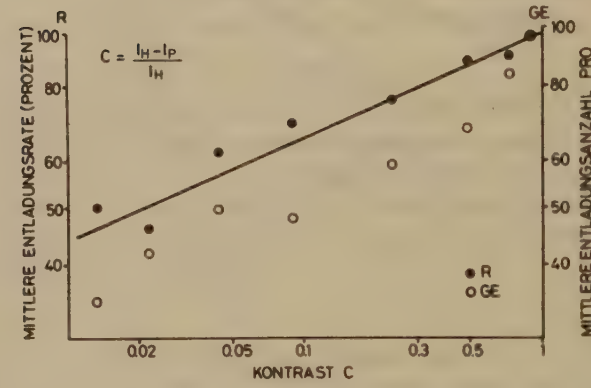


b. 13: Neuron der Klasse-2 (Rana esculenta). Reizung mit korrespondierenden Graukontrasten auf weißem (positiver Kontrast) und schwarzem (negativer Kontrast) Hintergrund. (Punktgröße 1,4°; $v=0.96^{\circ}.sec^{-1}$ und $4.8^{\circ}.sec^{-1}$). Ordinate: mittlere Entladungsrate; Abszisse: Kontrast C. Der Exponent der Potenzfunktion für die Beziehung zwischen Entladungsrate und Kontraststärke ist abhängig von der Kontrastrichtung (positiver, negativer Kontrast). Für positive Kontraste ist die Regressionsgerade mit dem Anstieg m=0.6, für negative Kontraste die konstruierte Gerade mit dem Anstieg n=0.2 eingezeichnet. Gleiche Punktserien mit verschiedenen Geschwindigkeiten führen zu Geraden mit gleichem Anstieg.

Ab. 14 a



Ab. 14 b



Ab. 14:

Mittelwerte der Gesamtimpulszahl (rechte Ordinate) und der durchschnittlichen Entladungsrate (linke Ordinate) von 11 Klasse-2-Neuronen, die mit Graupunkten auf schwarzem Hintergrund (negativer Kontrastserie) getestet wurden. Es bestätigt sich hier der flache Anstieg, den Ab. 13 für das einzelne Neuron zeigt.

Ab. 14a: Darstellung der Kontrastabhängigkeit entsprechend der Kontrastdefinition $C^* = \frac{I_H - I_P}{I_H + I_P}$

Ab. 14b: Darstellung nach der Kontrastdefinition $C = \frac{I_H - I_P}{I_H}$

Für die Kontrastabhängigkeit der Entladungsrate ist die Regressionsgerade mit dem Anstieg $n_R = 0{,}44$ eingezeichnet.

keiten $v=0,96^{o} \cdot sec^{-1}$ und $v=4,8^{o} \cdot sec^{-1}$ durch das Feld geführt. Konstruiert man eine Gerade durch die Reizantworten bei negativem Kontrast, der hier ohne Berücksichtigung des Vorzeichens aufgetragen ist, und vergleicht den Anstieg mit dem der Geraden für positive Kontraste, so findet man eine deutliche Abnahme der Steigung. Gleiche Punktserien mit verschiedenen Geschwindigkeiten führen zu Geraden mit gleichem Anstieg. Dieser mit dem Kontrastvorzeichen verminderte Anstieg der Funktion $lgR = f(lgC)$ drückt sich in der Gleichung 1 so aus, daß wir anstelle von m_R einen anderen Exponenten n_R finden. Analog der Konstanz von m_R für alle beschriebenen Variationen der Reizmethodik und in Übereinstimmung mit dem Befund, daß die Geraden bei "negativem" Kontrast für verschiedene Reizpunktgeschwindigkeiten denselben Anstieg aufweisen, vermuten wir auch für dieses n_R, daß es unabhängig ist von den Reizgrößen P und v. Der Wert von n_R berechnet sich auf 0,44.
Ab. 14 gibt die Mittelwerte der GE und R aus allen untersuchten Neuronen wieder. Es bestätigt sich hier der flache Anstieg, den Ab. 13 für das einzelne Neuron zeigte. Zwischen der mittleren Entladungsrate (R) und der Größe "negativer" Kontraste (C) besteht somit folgende Beziehung:

$$R = k \cdot C^{n_R}$$

mit $n_R = 0,44$

für einen Gültigkeitsbereich von $0,02 \leqslant C \leqslant 0,97$.

d) Beleuchtungsstärke

In einigen Versuchen wurde das Niveau der sonst konstant gehaltenen allgemeinen Beleuchtungsstärke gesenkt. Dies geschah durch einen auswechselbar an einer Halterung montierten Graufilter, der während der Reizpausen in das Gesichtsfeld des Frosches geschwenkt werden konnte.

Wird dem helladaptierten Froschauge ein Standardkontrast mit und ohne den zwischengeschalteten Filter angeboten, so bleiben in beiden Fällen die Entladungsraten gleich. Dies gilt für die ganze Serie der Standardkontraste und wurde an drei verschiedenen Neuronen bestätigt.
Diese Unabhängigkeit des klassenspezifischen neuronalen Erregungsverhaltens von der allgemeinen Hintergrundbeleuchtung wurde auch von anderen Autoren beobachtet (MATURANA et al. 1960; LETTVIN et al. 1959; HARTLINE 1938). Sie scheint innerhalb des photopischen Bereichen gültig zu sein. Unter skotopischer Beleuchtung dargebotene Reizmuster wurden vom dunkeladaptierten Froschauge hingegen mit veränderter Impulsrate beantwortet (LICKER 1967).

4. Die Verteilung der Entladung im ERF

Ein Blick auf die Ab. 1 zeigt, daß die Impulsfrequenz innerhalb des ERF ungleichmäßig verteilt ist: Sie zeigt ein Maximum vor der Mitte des ERF und nimmt gegen Ende hin steil ab.
Die Frequenzverteilung innerhalb des ERF läßt sich dadurch bestimmen, daß das ERF in gleiche Abschnitte $ERF_{1,2..n}$ unterteilt wird, diesen Abschnitten die entsprechenden Entladungen $E_{1,2..n}$ zugeordnet und so die Raten $R_{1,2..n}$ in diesem Abschnitt berechnet werden.
Es wurde eine Einteilung des ERF mit n=3 vorgenommen.

Da diese Fragestellung auf die Reizantwort von größenkonstanten Feldbereichen der Retina (ERF°) hinzielt und nicht auf die, in Abhängigkeit vom jeweiligen Kontrastreiz sich ändernde Erregungsdauer der Neurone, d.h. die Größe des funktionellen ERF_t, (sec) legen wir der Berechnung der mittleren Impulsrate die jeweilige Gesamtimpulszahl bezogen auf die unter Standardbedingungen gemessene Größe des "wirklichen" ERF (°) zugrunde. (P=1,4°; C=0,97; v=0,96 °/sec).
Es gilt dann für jeden Kontrast:

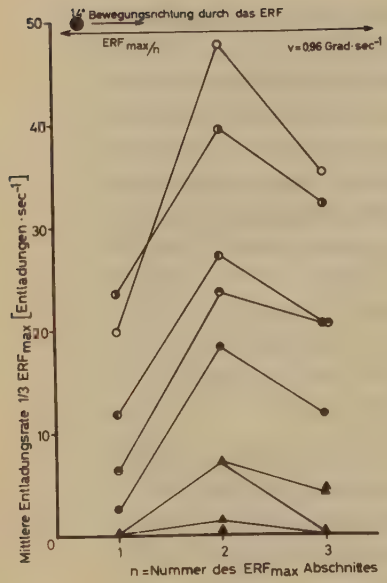
$$R' = GE / t$$
$$= k_{R'} \cdot C^{m_{GE}}$$

Die Ab. 9 zeigt an einem Neuron die Verteilung der Entladungsraten R_1, R_2 und R_3 in den entsprechenden ERF-Abschnitten bei verschiedenen Kontrasten. Die Mittelwerte der unnormierten Entladungsraten R aus allen 20 Neuronen sind in Ab. 21 dargestellt.
Für jeden Kontrast, bis auf den kleinsten (größter Fehler) gilt in diesem Fall: $R_2 > R_3 > R_1$

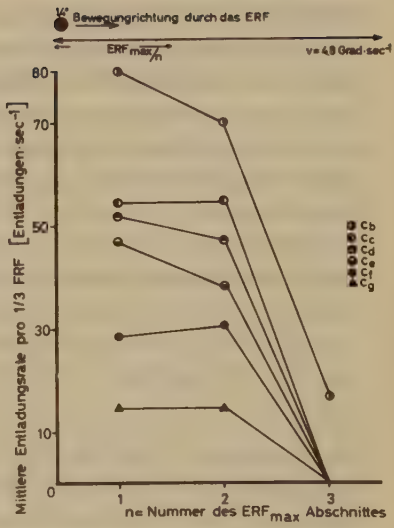
Anders verhalten sich die R_n in Ab. 10, die demselben Neuron entstammen, jedoch bei Reizungen mit der höheren Geschwindigkeit 4,8° pro sec erhalten wurden. Hier ist $R_1 > R_2 > R_3$

Die Winkelgeschwindigkeit v ($^\circ \cdot sec^{-1}$) wirkt sich also in den verschiedenen Anteilen des ERF unterschiedlich aus: Bei höherer Winkelgeschwindigkeit zeigt das Eingangsdrittel die höchste Aktivität, während sich bei kleineren v das Maximum der Entladungsfrequenz in das Zentrumsdrittel verlagert.

Ab. 11 und 12 zeigen die von demselben Neuron erhaltenen R_n aufgetragen gegen die Kontraste.
Es ergeben sich in beiden Abbildungen Parallelen für jedes $\log R_n = f(\log C)$.



Ab. 9



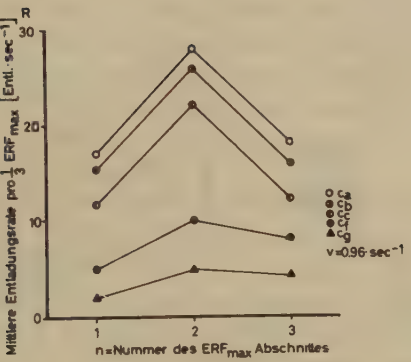
Ab. 10

Ab. 9 u. 10:

Neuron der Klasse-2 (Rana esculenta). Frequenzverteilung innerhalb des ERF bei Reizung mit verschiedenen Kontrasten und Geschwindigkeiten, Ordinate: Entladungsrate; Abszisse: ERF_{max} - Abschnitt, (1=Eingangs-, 2=Zentrums-, 3=Ausgangsdrittel).

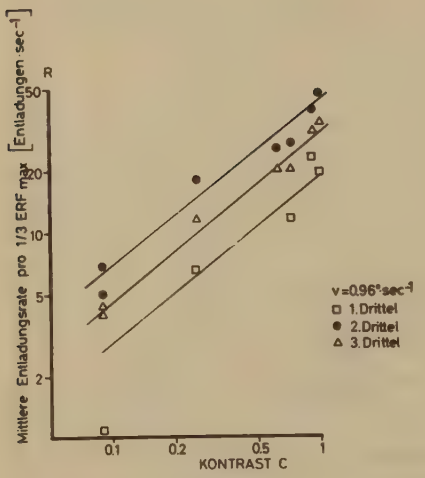
Ab. 9: Winkelgeschwindigkeit $0.96^{o}.sec^{-1}$. Für jeden Kontrast bis auf den kleinsten (größter Fehler) gilt $R_2 > R_3 > R_1$.

Ab.10: Winkelgeschwindigkeit $4,8^{o}.sec^{-1}$ +). Bei höherer Geschwindigkeit zeigt das Eingangsdrittel die höchste Aktivität während sich bei kleineren v das Maximum in das Zentrumsdrittel verlagert.
+) es gilt hier $R_1 > R_2 > R_3$

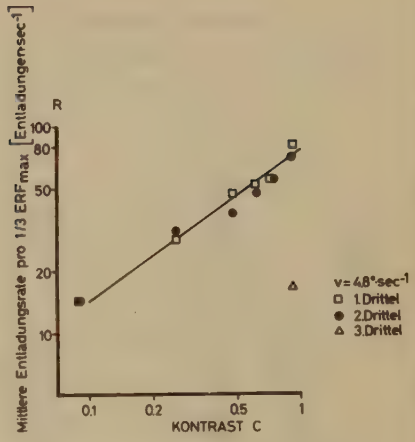


Ab. 21:

Frequenzverteilung innerhalb des ERF. Mittelwerte aus 20 Neuronen der Klasse-2 (Rana esculenta). Reizung mit $1,4^{o}$ großen Graupunkten auf weißem Hintergrund. ($v=0.96^{o}$. sec^{-1}). Für jeden Kontrast bis auf den kleinsten (größter Fehler s. Text) gilt $R_2 > R_3 > R_1$.



Ab. 11



Ab. 12

Ab. 11 u. 12:

Gleiches Neuron wie in Ab. 9 und 10. Die Potenzfunktion zwischen Entladungsrate (Ordinate) und Kontrast (Abszisse) weist in allen drei ERF-Abschnitten, unabhängig von der Winkelgeschwindigkeit des Reizpnktes, den gleichen Exponenten auf (eingezeichnete Geraden).

Ab. 11: $v = 0{,}96 \cdot sec^{-1}$

Ab. 12: $v = 4{,}8 \cdot sec^{-1}$

Für jedes R_n gilt also: $R_n = k_n \cdot C^{m_{GE}}$

$$R = \frac{R_i}{n} = \frac{k_i}{n} = C^m \text{ (Impulse.sec}^{-1}\text{)}$$

Es gilt somit für jeden der drei Abschnitte dieselbe Beziehung, wie sie für das gesamte ERF in Gl. 1 aufgestellt wurde. Die Vermutung liegt nahe, daß auch für große n dieselbe Kontrastabhängigkeit der Entladungsrate in jedem Abschnitt ERF_n besteht, daß sich also jede kontrastabhängige Änderung der Gesamtimpulszahl gleichartig auf das ganze ERF verteilt.
Dies steht nur scheinbar im Widerspruch zu dem Befund, daß das funktionelle ERF_f mit abnehmendem Kontrast kleiner wird. Es gilt jedoch zu bedenken, daß bei kleinen Gesamtentladungen für geringe Kontraste selbst bei einer gleichmäßigen Verteilung der Entladungen auf das "wirkliche" ERF (°) die Wahrscheinlichkeit wächst, daß am Anfang und Ende des Feldes Abschnitte frei bleiben von Entladungen und das funktionelle ERF_f damit kleiner ausfällt. Dies gilt umsomehr, als, wie wir hier gesehen haben, im Ausgangsdrittel die Entladungsdichte kleiner ist als im Zentrum.
Auch aus einem anderen Grund wird das funktionelle ERF_f bei schwächeren Kontrasten kleiner ausfallen. Aus der Ratenverteilung im "wirklichen" ERF (in Grad) für zwei Kontraste können wir die Ratenverteilung auch für sehr kleine Kontraste berechnen. Ein Vergleich dieser errechneten Werte mit den empirisch gewonnenen Ergebnissen aus Ableitungen bei Reizung mit niedrigen Kontrasten zeigt, daß die abgeleiteten Raten kleiner ausfallen als es nach den Berechnungen zu erwarten wäre, oft können gar keine Impulse registriert werden.
Die Gültigkeit der oben angeführten Gleichung wird also eingeschränkt durch eine Schwelle, die die neuronale Aktivität unterhalb eines bestimmten Schwellenwertes unterdrückt. Durch Abnahme der Impulszahl in der Peripherie des ERF wirkt sich diese Schwelle in einer Einschränkung der funktionellen ERF_f- Größe beim Testen mit kleinen Kontrasten aus. (Siehe hierzu auch die Skizze des Erregungsablaufes Ab. 22).

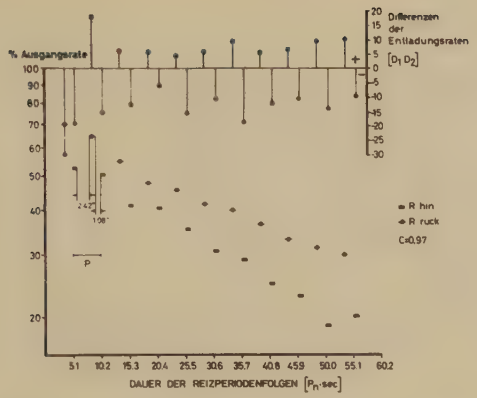
5. Einflüsse auf den neuronalen Erregungszustand

a) Adaptation

In allen bisher beschriebenen Ableitungen war zwischen zwei Registrierungen von einem Neuron eine Wartezeit eingeschaltet, die sich aus einer Dunkelperiode von 15 sec und einer Hellperiode von 60 sec zusammensetzte. Damit war Einflüssen von Seiten photochemischer und neuronaler Adaptation vorgebeugt (REICH-MOTEL und BUTENANDT 1965) und es konnte unterstellt werden, daß jeder Reiz die Rezeptoren und die nachgeschalteten neuronalen Verbindungswege in demselben Erregbarkeitszustand vorfindet wie der voraufgegangene. Im Rahmen einer größeren Versuchsserie, die zur Charakterisierung der Adaptation an Klasse-2-Neuronen durchgeführt wurde, interessierte hier die Frage, ob sich in der Adaptation bzw. in der Erregbarkeitsrückbildung, nach Ablauf einer Erregung ein kontrastspezifisches Verhalten nachweisen läßt. Dazu wurde die Reizmethodik auf folgende Weise abgewandelt: Der Kartenhalter trat unmittelbar nach dem Anschlag am Ende einer Felddurchquerung den Rückweg an, d.h. es wurde hier auf die sonst zwischengeschalteten Wartefristen verzichtet. Auf jeden Rückweg folgte sogleich ein neuer Hinweg.
Ab. 15 zeigt die Entladungsraten eines Neuron beim Reizen mit dem Kontrastpunkt C_b=0,912 (Durchmesser 1,4°, v=4,8°/sec) in 15 solchen aufeinanderfolgenden Hin- und Rückwegen. Die Ordinate gibt die Prozentzahlen der Entladungsraten wieder, wobei die Rate beim ersten Durchgang gleich 100% gesetzt ist. Die Dauer einer Periode des Reizvorgangs beträgt 5,1 sec, die Durchquerung eines ERF bei Hin- wie Rückweg 0,8 sec. Es läßt sich insgesamt eine Abnahme der Entladungsraten mit der Zahl der voraufgegangenen Durchquerungen feststellen. Dieser Abfall ist in den ersten zwei Perioden sehr steil, fällt dann in einer Geraden ab, die der Beschreibung

$$\lg R = - t \cdot \lg k_1 + \lg k_2 \qquad \text{(Gl. 15)}$$

folgt. Schließlich stellt sich die Entladung nach 12

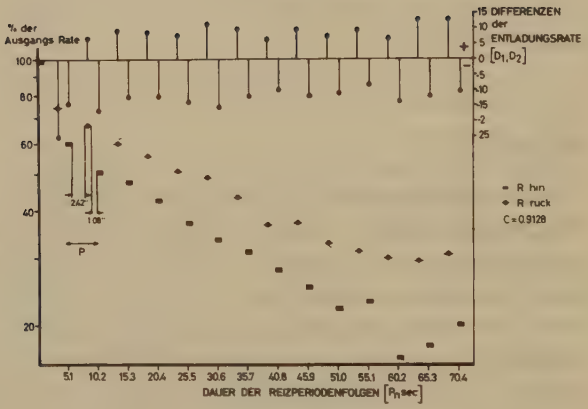


Ab. 15:

Kontrastabhängigkeit der neuronalen Adaptation und Erregbarkeitsrückbildung. Bei kontinuierlichen, mit zwei konstanten Reizintervallen (t_1;t_2) durchgeführten Reizperiodenfolgen zeigten sich Adaptations- und Erregungsrückbildungsvorgang von der Kontraststärke des Reizes beeinflußt. (Reizung: verschiedene positive Kontraste, Punktdurchmesser : 1.4^{o}, v= $4.8^{o}.sec^{-1}$) Ordinate: Prozentzahl der Entladungsraten (als 100% wurde die Rate beim ersten ERF-durchgang gesetzt), Abszisse: Dauer der Reizperiodenfolgen (sec). Die Dauer einer Periode des Reizvorganges beträgt 5.1sec, die Durchquerung eines ERF bei Hin- und Rückweg 0.8sec.

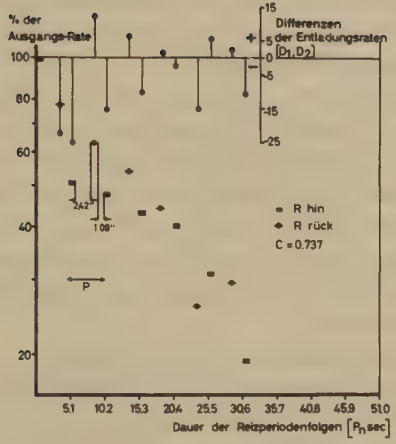
Mit der Zahl der voraufgegangenen Felddurchquerungen nimmt die Höhe der Entladungsrate ab. Auf schwächere Kontraste erfolgt eine stärkere Adaptation und scheinbar verlangsamte Erregungsrückbildung. Die Erregbarkeitsrückbildung erreicht in gleichen Zeitintervallen unabhängig von der Zahl der voraufgegangenen Felddurchquerungen bei gleichen Kontrasten gleiche Höhe.

Ab. 15a: C = 0.97
Ab. 15b: C = 0.913
Ab. 15c: C = 0.737
Ab. 15d: C = 0.256

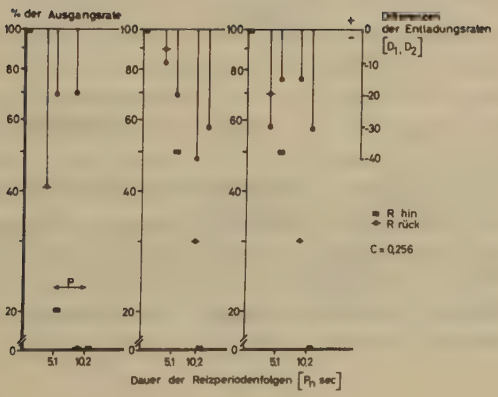

% der
Ausgangs Rate
100
80
60
40
20
2.42"
1.08"
P
15 DIFFERENZEN
10 der
5 ENTLADUNGSRATE
0 [D1, D2]
5
10
15
2
25
R hin
R ruck
C=0.9128
5.1
10.2
15.3
20.4
25.5
30.6
35.7
40.8
45.9
51.0
55.1
60.2
65.3
70.4
DAUER DER REIZPERIODENFOLGEN [P1 sec]

Ab. 15 b

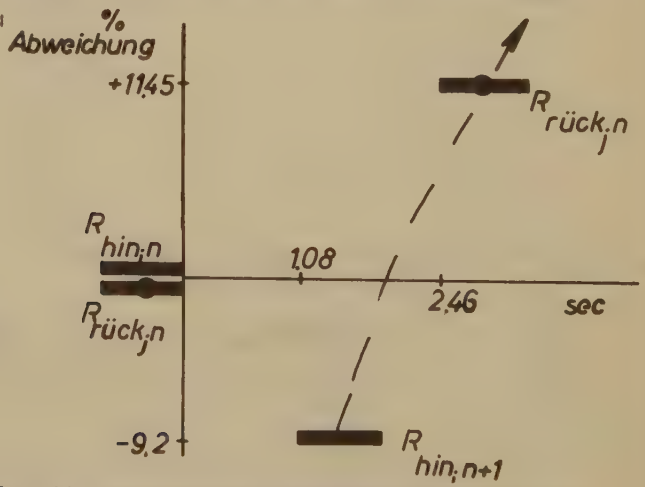
Ab. 15 c


% der Ausgangs-Rate
Differenzen der Entladungsraten [D1, D2]
R hin
R rück
C = 0.737
P
2.42"
1.08"
Dauer der Reizperiodenfolgen [Ph sec]

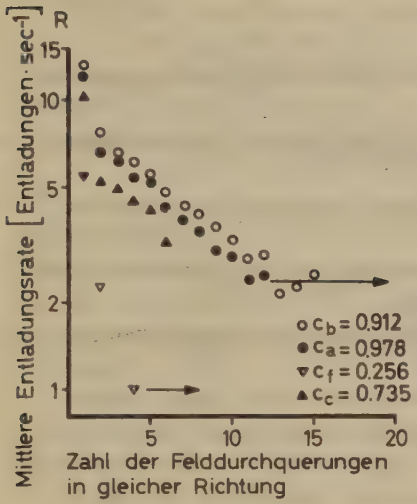
Ab. 15 d

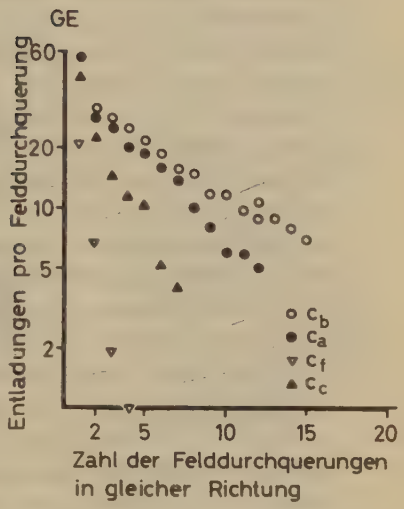

% der Ausgangsrate
der Entladungsraten [D1, D2]
R hin
R rück
C = 0,256
P
Dauer der Reizperiodenfolgen [Ph sec]

Durchgangsperioden auf einen konstanten Wert ein. Sowohl die Verbindungslinie der Entladungsraten auf den Hinwegen (R_{hin}) wie die zwischen den Raten der Rückwege ($R_{rück}$) zeigt dieses Verhalten.
Die Werte für $R_{rück}$ liegen über den jeweils benachbarten R_{hin}. Es ergäbe sich also ein oszillierendes Kurvenbild, würde man alle R entsprechend ihrer zeitlichen Reihenfolge miteinander verbinden. Dies erklärt sich daraus, daß das ERF nicht auf die Mitte des Weges des Kartenhalters zentriert war. Damit verstrich bis zum Einsetzen einer neuen Erregung nach einem Hinweg eine längere Zeit als nach einem Rückweg.
Setzen wir jedes $R_{hin;n}$ und jedes $R_{rück;n}$ auf einen Nullpunkt und tragen wir die Differenzen zu den jeweils nachfolgenden $R_{rück;n}$ bzw. $R_{hin;n+1}$ gegen die Zeitabstände zwischen 2 Entladungsraten auf, so erhalten wir folgende Skizze (1):



Dabei stellen die prozentualen Abweichungen Mittelwerte dar, in die alle Schritte $R_{rück;n} - R_{hin;n}$ bzw. alle $R_{hin;n+1} - R_{rück;n}$ unter Vernachlässigung der ersten Periode eingegangen sind. Es treffen also die Reize das Rezeptor- und nachfolgende Schaltsystem in verschiedenen Stadien der Rückbildung der Erregbarkeit.





Ab. 16

Ab. 17

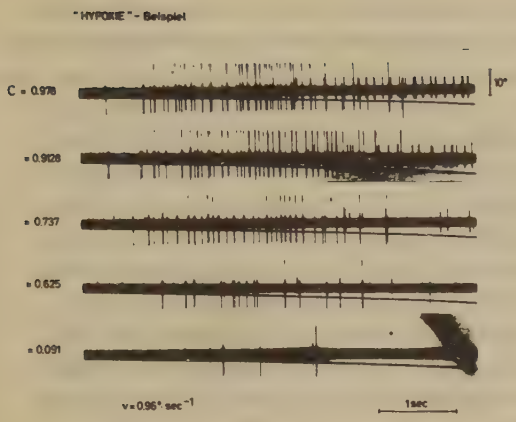
Ab. 16 u. 17: Neuron der Klasse-2 (Rana esculenta).

Abhängigkeit der Entladungsraten (Ordinate Ab. 16) und der Gesamtimpulszahl (Ordinate Ab. 17) von der Zahl der Felddurchquerungen in gleicher Richtung (Abszisse Ab. 16 u. 17) mit verschiedenen Kontrasten. Alle Werte wurden an einem Neuron mit streng gleichbleibendem Aussehen der Reizperiode gewonnen. Für jeden der Kontraste gilt ein zunächst steiler, dann flacherer Abfall der Kurve bis auf einen konstanten Endwert der Entladungsrate bzw. der Gesamtimpulszahl. Die kleineren Kontraste bewirken dabei einen steileren Abfall der Kurve, d.h. auf schwächere Kontraste erfolgt eine stärkere Adaptation.

In Ab. 15 sind oben die Ratendifferenzen zwischen den aufeinanderfolgenden Erregungen aufgetragen. Es läßt sich daraus keine systematische Veränderung der Abweichungen für gleiche Zeitintervalle feststellen. Dies führt zu dem Schluß, daß die Form der Erregbarkeitsrückbildung, wie sie auf Seite 31 skizziert ist, für jedes R_n ohne Erachten seiner Größe Gültigkeit besitzt.
In den Ab. 16 und 17 sind die Entladungsraten und Gesamtentladungen nur der Hinwege gegen die Periodennummer der Felddurchquerung aufgetragen. Es sind alle Werte an einem Neuron mit streng gleichbleibendem Aussehen der Reizperiode gewonnen worden. Für jeden der Kontraste gilt dasselbe Verhalten wie in Ab. 15: Ein zunächst steiler, dann flacherer Abfall bis auf einen konstanten Endwert der Entladungsrate. Die kleineren Kontraste bewirken dabei einen steileren Abfall der Kurve, d.h. auf schwächere Kontraste erfolgte eine stärkere Adaptation. Bei sehr geringen Kontrasten unterbleibt die Einstellung auf einen konstanten Endwert. Die Entladungen sinken im Laufe weniger Felddurchquerungen auf Null ab.
Es ist also der Anstieg der Gleich. 15 eine Funktion nicht nur des seit der vorherigen Erregung verstrichenen Zeitintervalls t_i sondern auch des Kontrastes.

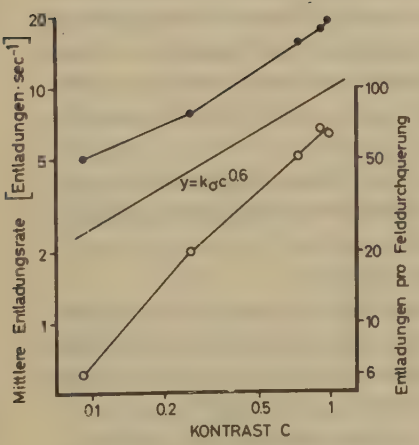
b) Jahreszeitliche Einflüsse auf die Erregung

Die Zeit, in der die beschriebenen Versuche durchgeführt wurden, erstreckte sich vom März bis Oktober 1965.
Im ersten Monat gelang es ohne Mühe, Neurone mit dem oben dargestellten Verhalten zu registrieren. Die Frösche überstanden Curarisierung, Operation und Versuchsdauern von 6-8 Stunden und zeigten nach Abschluß des Experimentes keinerlei Einbuße ihrer Vitalität.
Im April tauchten die ersten Schwierigkeiten auf: Manche Frösche reagierten verzögert auf die Curare-Injektion, für andere war die Normaldosis bereits tödlich. Hautschnitte führten zu starken Blutungen. Oft zeigte sich



Ab. 18:

Neuron der Klasse-2 (Rana esculenta). Veränderungen des Entladungsmusters unter jahreszeitlich bedingten Einflüssen: Auftauchen von gruppierten Doppelentladungen, schnellere neuronale Adaptation, niedrigere Werte der Gesamtentladung und Entladungsrate. (Reizung mit verschiedenen Graupunkten auf weißem Hintergrund, Punktgröße $1{,}4^{\circ}$; Winkelgeschwindigkeit $0.96^{\circ}.sec^{-1}$).



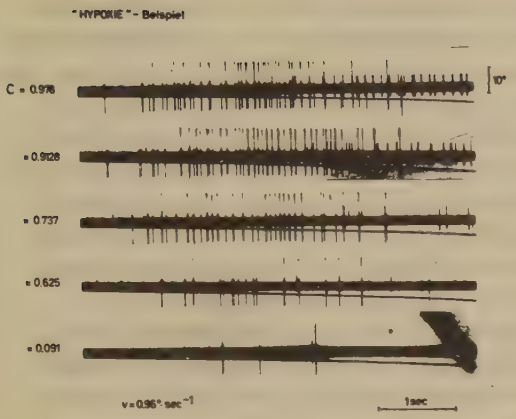
Ab. 19:

Gleiches Neuron wie in Ab. 18. Beziehung zwischen mittlerer Entladungsrate (linke Ordinate) sowie Gesamtimpulszahl (rechte Ordinate) und Kontraststärke (Abszisse) positiver Kontraste (Graupunkt auf weißem Hintergrund). Zum Vergleich ist die für die Kontrastabhängigkeit der Entladungsrate aus den Werten aller getesteten Neurone errechnete Regressionsgerade eingezeichnet. Der Exponent der Potenzfunktion bleibt gegenüber jahreszeitlich bedingten Einflüssen auf die Erregung unverändert.

In Ab. 15 sind oben die Ratendifferenzen zwischen den aufeinanderfolgenden Erregungen aufgetragen. Es läßt sich daraus keine systematische Veränderung der Abweichungen für gleiche Zeitintervalle feststellen. Dies führt zu dem Schluß, daß die Form der Erregbarkeitsrückbildung, wie sie auf Seite 31 skizziert ist, für jedes R_n ohne Erachten seiner Größe Gültigkeit besitzt.
In den Ab. 16 und 17 sind die Entladungsraten und Gesamtentladungen nur der Hinwege gegen die Periodennummer der Felddurchquerung aufgetragen. Es sind alle Werte an einem Neuron mit streng gleichbleibendem Aussehen der Reizperiode gewonnen worden. Für jeden der Kontraste gilt dasselbe Verhalten wie in Ab. 15: Ein zunächst steiler, dann flacherer Abfall bis auf einen konstanten Endwert der Entladungsrate. Die kleineren Kontraste bewirken dabei einen steileren Abfall der Kurve, d.h. auf schwächere Kontraste erfolgte eine stärkere Adaptation. Bei sehr geringen Kontrasten unterbleibt die Einstellung auf einen konstanten Endwert. Die Entladungen sinken im Laufe weniger Felddurchquerungen auf Null ab.
Es ist also der Anstieg der Gleich. 15 eine Funktion nicht nur des seit der vorherigen Erregung verstrichenen Zeitintervalls t_i sondern auch des Kontrastes.

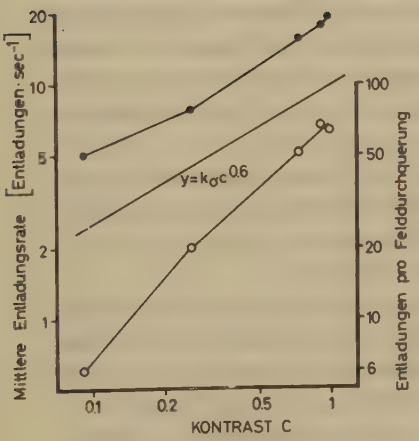
b) Jahreszeitliche Einflüsse auf die Erregung

Die Zeit, in der die beschriebenen Versuche durchgeführt wurden, erstreckte sich vom März bis Oktober 1965.
Im ersten Monat gelang es ohne Mühe, Neurone mit dem oben dargestellten Verhalten zu registrieren. Die Frösche überstanden Curarisierung, Operation und Versuchsdauern von 6-8 Stunden und zeigten nach Abschluß des Experimentes keinerlei Einbuße ihrer Vitalität.
Im April tauchten die ersten Schwierigkeiten auf: Manche Frösche reagierten verzögert auf die Curare-Injektion, für andere war die Normaldosis bereits tödlich. Hautschnitte führten zu starken Blutungen. Oft zeigte sich



Ab. 18:

Neuron der Klasse-2 (Rana esculenta). Veränderungen des Entladungsmusters unter jahreszeitlich bedingten Einflüssen: Auftauchen von gruppierten Doppelentladungen, schnellere neuronale Adaptation, niedrigere Werte der Gesamtentladung und Entladungsrate. (Reizung mit verschiedenen Graupunkten auf weißem Hintergrund, Punktgröße $1{,}4^{o}$; Winkelgeschwindigkeit $0.96^{o}.sec^{-1}$).



Ab. 19:

Gleiches Neuron wie in Ab. 18. Beziehung zwischen mittlerer Entladungsrate (linke Ordinate) sowie Gesamtimpulszahl (rechte Ordinate) und Kontraststärke (Abszisse) positiver Kontraste (Graupunkt auf weißem Hintergrund). Zum Vergleich ist die für die Kontrastabhängigkeit der Entladungsrate aus den Werten aller getesteten Neurone errechnete Regressionsgerade eingezeichnet. Der Exponent der Potenzfunktion bleibt gegenüber jahreszeitlich bedingten Einflüssen auf die Erregung unverändert.

bei der intraoperativ durchgeführten mikroskopischen Kontrolle der Blutzirkulation bereits ein ausgeprägtes Sludge-Phänomen in den Irisgefäßen. Verlief die Curarisierung einwandfrei, so konnten dann häufig keine Klasse-2-Neurone registriert werden. Ließen sich endlich Klasse-2-Ableitungen gewinnen, so wiesen sie typische Veränderungen auf: Es fand sich bei Wiederholung der Felddurchquerung eine schnellere Adaptation neuronaler Aktivität als Ausdruck einer verlangsamten Erregbarkeitsrückbildung; die Gesamtentladungen lagen um 50-60%, die Entladungsraten um 30-40% unter den Werten, die mit derselben Reizmethodik im Vormonat gewonnen wurden. Im Entladungsmuster fielen gruppierte Doppelentladungen auf (Ab. 18), die wir weder früher noch später im August beobachten konnten.
Dennoch bestand stets zwischen R und C dieselbe Beziehung (Gl. 1) mit demselben Wert für den Exponenten m_R (Ab. 19).

Wir suchten nach Kriterien, die uns erlaubten, die am wenigsten versprechenden Frösche von den Versuchen auszuschließen. Als besonders sicher dafür erwiesen sich die Beurteilung der Durchblutung der Irisgefäße und die Prüfung des optokinetischen Nystagmus vor Versuchsbeginn in einer bewegten, mit schwarz-weißem Streifenmuster ausgekleideten Zylindertrommel, bei der Reaktionsfreudigkeit als positives, Reaktionsträgheit als negatives Auswahlkriterium gewertet wurde.
Im Laufe des August behoben sich diese experimentellen Schwierigkeiten: Bei allen Fröschen fanden wir wieder mit gleichmäßiger Sicherheit dieselben Reaktionen auf die Reizungen wie in den Märzversuchen.
Solche jahreszeitlichen Veränderungen wurden für andere Daten der Physiologie des Frosches beschrieben: Jahreszeitliche Schwankungen im Mineralstoffwechsel der Froschmuskulatur fanden KUTSCHA (1964) und AUGUST (1963). EWERT (1965) berichtet von Ermüdungsversuchen an Erdkröten, die im Frühsommer zwar qualitativ gleichartige Reaktionsweisen zeigten wie zu anderen Jahreszeiten,

jedoch eine verringerte "allgemeine Reaktionshöhe" aufwiesen. Auch die Beutefangreaktion war in dieser Zeit bei den Tieren kaum auszulösen. MIZELL (1965) beschreibt jahreszeitliche Änderungen von Blutzucker, Leberglykogen und Gewicht des Fettkörpers von Rana pipiens. Das Leberglykogen erreicht während des Frühsommers, der Laichzeit dieser Tiere, einen Tiefpunkt, die Blutzuckerwerte steigen an und am Ende der Laichzeit (Juli) beginnt die Neubildung des Fettkörpers. Dieser letzten Beobachtung entspricht ein Befund, der bei unseren Fröschen im August auftrat: Nach der Eröffnung der Schädelhöhle fanden sich in Höhe des Tectum opticum zwei symmetrisch angeordnete abgegrenzte Fettkörper, die in den Monaten August bis Oktober gut ausgeprägt sichtbar waren, vorher jedoch nur schwach ausgebildet waren oder gänzlich vermißt wurden.

Als Bindeglied zwischen all diesen Veränderungen während der Laichzeit und der unterschiedlichen Reaktionsweise der Neurone nahmen wir eine hypoxämische Veränderung der Stoffwechsellage an, die sich wegen des erhöhten O_2-Verbrauches in dieser Zeit unter der Belastung der Operation leichter einstellt.
Einen erhöhten Sauerstoffverbrauch in den Frühjahrsmonaten stellten auch FROMM und JOHNSON (1955) an curarisierten Fröschen fest.
Es gelang uns jedoch nicht, durch erhöhtes Sauerstoffangebot in einem O_2-Zelt die Veränderungen in den Ableitungen zum Verschwinden zu bringen.

D. DISKUSSION

1. Neurophysiologische Deutung der Resultate

Die dargestellten Befunde zeigen, daß - in helladaptiertem Zustand der Froschretina - von Klasse-2-Neuronen, unter sonst konstant gehaltenen Versuchsbedingungen, bewegte Reizobjekte mit verschiedener Kontraststärke gegenüber dem Hintergrund bis zu einer Leuchtdichtedifferenz von etwa 9% unterschieden werden können.
Damit leisten die Klasse-2-Neurone, neben anderen Transformationsprozessen an visuellen Eingangssignalen, einen ganz bestimmten Beitrag zur Kontrastwahrnehmungsfunktion der Retina.
Die hierbei herrschende, streng quantitative Beziehung zwischen der mittleren Entladungsrate (R) dieser Neurone und der Kontraststärke (C) des Reizpunktes läßt sich mathematisch in einer Potenzfunktion $R = k' \cdot C^{m}R$ beschreiben.
Unter Berücksichtigung der positiven (Graupunkt auf weißem Hintergrund) (Gl. I) und der negativen (Graupunkt auf schwarzem Hintergrund) (Gl. II) Kontrastrichtung ergeben sich zwei analoge Gleichungen:

$$R = k \cdot C^{m_R} \qquad \text{(Gl. I)}$$

$$R = k \cdot C^{n_R} \qquad \text{(Gl. II)}$$

mit den Werten $m_R = 0{,}6$, $n_R = 0{,}44$ und den Gültigkeitsbereichen

$0{,}1 \leq C \leq 0{,}97$ für Gl. I
$0{,}02 \leq C \leq 0{,}97$ für Gl. II

Änderungen der Reizparameter Winkelgeschwindigkeit, Reizpunktgröße, Position des Reizpunktes im ERF und die metabolische Situation des Frosches beeinflussen die Exponenten nicht, sind jedoch in der Konstanten k als multiplikative Faktoren enthalten.

Die Gültigkeit der quantitativen Abhängigkeit der Erregung von der Größe des Kontrastes auch für hellere Punkte auf schwarzem Hintergrund bestätigt, daß eine "convex edge" Wahrnehmung im Sinne LETTVINS (1961) durch diese Neurone nicht stattfindet (GAZE 1963; GRÜSSER-CORNEHLS et al. 1963; GRÜSSER et al. 1964; 1966). Die Gestalt des Reizpunktes stellt - solange dieser die Größe des ERF nicht überschreitet - keine funktionelle Invariante der Klasse-2-Neurone dar.

Aus dem Unterschied der Exponenten in Gleichung I und II (m_c; n_c) sowie der unnormierten Werte der mittleren Entladungsraten (R) geht hervor, daß:

1. die Aktivierung (R) durch negative Kontraste schwächer ist als die durch positive Kontraste (bei korrespondierenden Kontrasten beträgt sie ca. 40%).
2. die Unterschiedsempfindlichkeit für Kontraststufen innerhalb der negativen Kontrastreihe geringer, die Absolutempfindlichkeit für kleine negative Kontraste jedoch relativ hoch ist.

Eine vergleichende Testung beider Kontrastserien an zwei Klasse-1-Neuronen ergab eine, auch in dieser Neuronenklasse bestehende Kontrastabhängigkeit der Erregung bei einem umgekehrten Verhalten der Entladungsraten in Abhängigkeit von der Kontrastrichtung: eine stärkere Aktivierung durch negative als durch positive Kontraste. Der Grund hierfür mag in der charakteristischen Bevorzugung von on-Aktivität in Klasse-1 und on-off Aktivität in Klasse-2-Neuronen liegen, wie sie GRÜSSER-CORNEHLS et al. (1963) bei Untersuchungen des ERF mit Lichtpunkten an Rana pipiens registrierten. Quantitative Untersuchungen über die Kontrastabhängigkeit der neuronalen Erregung dieser Klasse wurden noch nicht durchgeführt.

Über die Kontrastempfindlichkeit von Klasse-3-Neuronen geben neuere quantitative Untersuchungen (PATUTSCHNICK und GRÜSSER 1966; GRÜSSER et al. 1967) Aufschluß. Zwischen mittlerer Entladungsrate und Kontraststärke gilt hier folgende Beziehung

$$R = k \cdot C^{1,2} \qquad (\text{für } 0,5 \leq C < 0,97)$$

Der Exponent $m_{3C} = 1,2$ demonstriert eine vergleichsweise größere Kontrastempfindlichkeit dieser Neuronenklasse im angegebenen Gültigkeitsbereich. Für Kontraste kleiner als 0,5 ist die absolute Empfindlichkeit dieses Systems jedoch wesentlich geringer als die von Klasse-2-Neuronen.

Werden in Gleichung 1 und 3 die Abhängigkeiten der Erregung von der Reizpunktgeschwindigkeit (FINKELSTEIN und GRÜSSER 1965; GRÜSSER und FINKELSTEIN 1967) und von der Punktgröße (BUTENANDT und GRÜSSER 1968) mit einbezogen, so läßt sich - unter Berücksichtigung der jeweils geltenden Grenzwerte - aus der Betrachtung der erweiterten Gleichungen sehen, welche Wahrnehmungsobjekte die Neurone der beiden Klassen am besten aktivieren. Dabei ergeben sich für alle Wahrnehmungsqualitäten Überlappungen in der Beantwortung durch Klasse-2-und-3-Neurone:
So wird ein schwarzer Reizpunkt (C=0,97) von 3° Durchmesser und einer Winkelgeschwindigkeit von $3^{\circ} \cdot \sec^{-1}$ beide Neuronensysteme, Klasse-2 stärker als Klasse-3, erregen. Eine Vergrößerung des Punktdurchmessers über 5° wird in Klasse-2 eine Abnahme, in Klasse-3 hingegen eine Zunahme der Erregung herbeiführen, während eine Verminderung der Winkelgeschwindigkeit des Reizpunktes (unter $0,1^{\circ} \cdot \sec^{-1}$) oder seines Kontrastes unter 0,3 eine schwächere Aktivierung in Klasse-3 und eine stärkere in Klasse-2 auslösen wird.
Zusammenfassend bedeutet dies, daß kleine kontrastschwächere langsam bewegte Objekte vorwiegend von Klasse-2-Neuronen "gesehen" werden, - unter der Voraussetzung, daß nicht alle drei Parameter gleichzeitig in der Größe des Schwellenwertes liegen, - größere Objekte

von höherer Geschwindigkeit dagegen bevorzugt das Klasse-3-System aktivieren.

Die Klassenspezifität der neuronalen Erregung ließe sich somit nicht, wie LETTVIN et al. annahmen, auf eine rein qualitative Abhängigkeit von bestimmten klassentypischen Reizparametern zurückführen, sondern würde vielmehr bestimmt durch die jeweils für die einzelnen Neuronenklassen geltenden, unterschiedlichen quantitativen Beziehungen zwischen Impulsaktivität und Reizgröße, bei simultaner Aktivierung aller Neuronenklassen durch bestimmte physikalische Parameter.

Adaptation

Die hier auf ihre Kontrastabhängigkeit untersuchten Adaptationserscheinungen entsprechen in ihren erregungsspezifischen Charakteristika den von REICH-MOTEL und BUTENANDT (1964) sowie von GRÜSSER-CORNEHLS et al. (1963) und GRÜSSER und FINKELSTEIN (1967) beschriebenen "neuronalen Adaptationsprozessen".
Die neuronalen Integrationsvorgänge die diesem, an Klasse-2-Neuronen der Froschretina beobachteten Phänomen zugrunde liegen, sind im einzelnen noch nicht bekannt.

Sicher jedoch ist, daß sie weder auf einer sich mit der Zeit ändernden Erregbarkeit der Ganglienzellsomamembran beruhen, da bei der Reizung von einer anderen Stelle des ERF aus sich eine unverminderte Impulsaktivität der Ganglienzelle auslösen läßt. Noch werden sie von photochemischen Prozessen bestimmt, da kurze interpolierte Änderungen der Allgemeinbeleuchtung sie nicht beeinflussen (BAUMANN 1967).

Bei den in diesen Untersuchungen durchgeführten kontinuierlichen Reizperiodenfolgen mit konstanten kurzen Reizintervallen (t_1; t_2) und verschiedenen Schwarz-Weißkontrasten konnten zwei Phasen des Erregungsvorganges getrennt beobachtet werden, der Erregungsrückgang (Adaptation) und die Rückbildung der Erregbarkeit.

Folgendes kontrastspezifisches Verhalten ließ sich dabei in der Adaptation bzw. in der Erregbarkeitsrückbildung feststellen:

(1) Mit der Zahl der voraufgegangenen Felddurchquerungen fiel die Höhe der Impulsentladungsfrequenz ab, in den ersten Perioden steil, dann in einer Geraden die der Beschreibung

$$\log R = -t.\log k_1 + \log k_2$$

folgt. Nach mehreren Durchquerungen stellte sie sich bei Reizungen mit starken u. mittelstarken Kontrasten auf eine konstante Höhe ein, während die Aktivierung durch schwache Kontraste auf den Nullpunkt zurücksank.
Der Anstieg der oben beschriebenen Funktion wurde von der Länge des, seit der vorhergehenden Erregung verstrichenen Zeitintervalles (t_1) und der Höhe des Kontrastes bestimmt. Er wird mit kleinerer Kontraststärke steiler, d.h. auf schwächere Kontraste erfogte ein stärkerer Erregungsrückgang.

(2) Die jeweils wiedererreichte Höhe der Entladungsrate zeigte für verschiedene Kontraste zum Zeitpunkt t_1 und t_2 einen deutlich unterschiedlichen Grad der Erregungsrückbildung.

In vergleichenden Messungen der Ratendifferenzen nach den Reizzeitintervallen t_1 und t_2 läßt sich keine systematische Abweichung für gleiche Zeitintervalle feststellen. Daraus geht hervor, daß unabhängig von der Zahl der voraufgegangenen Felddurchquerungen und dem dabei erzielten Adaptationszustand der Ganglienzellmembran die Erregbarkeitsrückbildung in gleichen Zeitintervallen bei gleichstarken Kontrastreizen sich in gleicher Form vollzieht (s. Skizze 1).

Die bei repetitiver Reizung mit niedrigen Kontrasten steil abfallende Impulsaktivität erreichte nach den Zeitintervallen t_1 und t_2 keine meßbare Erregungsrückbildung. Beide Reizintervalle waren nach 2-3 Felddurchquerungen kleiner als die, für das Wiedererreichen der Entladungsschwelle notwendige Erholungszeit.
Folglich erlosch die Impulsaktivität, ohne sich auf eine konstante Höhe eingestellt zu haben.
Diese Einstellung auf eine kontrastabhängige, konstante Höhe der Entladungsrate wurde nach mehreren Felddurchquerungen mit stärkeren Kontrasten regelmäßig beobachtet als Ausdruck einer hier eingetretenen Rückbildung der Erregbarkeit, die weiteren Adaptationseinflüssen entgegenwirkte.

Eine umfassende quantitative Analyse dieses zunächst überraschenden Verhaltens der Erregungsrückbildung, die Sicherung ihres in Skizze 1 angedeuteten Kurvenverlaufes durch, zu mehreren verschiedenen Zeitpunkten (t_x) gewonnene Meßwerte und die Angabe der Fehlerbreiten für alle untersuchten Kontraste steht noch aus.

Ähnliche Kurven, wie sie hier den kontrastabhängigen Erregungsrückgang darstellen, fanden FUORTES und POGGIO (1963) bei Untersuchungen an Membranpotential und Impulsfrequenz exzentrischer Zellen von Limulus, die innerhalb der Rezeptoreinheit funktionell am ehesten Bipolarzellen der Vertebratenretina entsprechen (RATLIFF 1961). Bei der Zellaktivierung durch plötzlich einsetzende, stationäre Dauerlichtreize verschiedener Intensität fanden sie allgemein für kleine Intensitäten, daß sich die verzögert einsetzende Impulsfrequenz offenbar nicht, wie bei höheren Intensitäten, auf einen konstanten Wert einstellte, sondern langsam abfiel innerhalb von 0,6 sec auf einen Wert von kleiner als 5 Impulsen pro sec.

Folgendes kontrastspezifisches Verhalten ließ sich dabei in der Adaptation bzw. in der Erregbarkeitsrückbildung feststellen:

(1) Mit der Zahl der voraufgegangenen Felddurchquerungen fiel die Höhe der Impulsentladungsfrequenz ab, in den ersten Perioden steil, dann in einer Geraden die der Beschreibung

$$\log R = -t.\log k_1 + \log k_2$$

folgt. Nach mehreren Durchquerungen stellte sie sich bei Reizungen mit starken u. mittelstarken Kontrasten auf eine konstante Höhe ein, während die Aktivierung durch schwache Kontraste auf den Nullpunkt zurücksank.
Der Anstieg der oben beschriebenen Funktion wurde von der Länge des, seit der vorhergehenden Erregung verstrichenen Zeitintervalles (t_1) und der Höhe des Kontrastes bestimmt. Er wird mit kleinerer Kontraststärke steiler, d.h. auf schwächere Kontraste erfogte ein stärkerer Erregungsrückgang.

(2) Die jeweils wiedererreichte Höhe der Entladungsrate zeigte für verschiedene Kontraste zum Zeitpunkt t_1 und t_2 einen deutlich unterschiedlichen Grad der Erregungsrückbildung.

In vergleichenden Messungen der Ratendifferenzen nach den Reizzeitintervallen t_1 und t_2 läßt sich keine systematische Abweichung für gleiche Zeitintervalle feststellen. Daraus geht hervor, daß unabhängig von der Zahl der voraufgegangenen Felddurchquerungen und dem dabei erzielten Adaptationszustand der Ganglienzellmembran die Erregbarkeitsrückbildung in gleichen Zeitintervallen bei gleichstarken Kontrastreizen sich in gleicher Form vollzieht (s. Skizze 1).

Die bei repetitiver Reizung mit niedrigen Kontrasten steil abfallende Impulsaktivität erreichte nach den Zeitintervallen t_1 und t_2 keine meßbare Erregungsrückbildung. Beide Reizintervalle waren nach 2-3 Felddurchquerungen kleiner als die, für das Wiedererreichen der Entladungsschwelle notwendige Erholungszeit.
Folglich erlosch die Impulsaktivität, ohne sich auf eine konstante Höhe eingestellt zu haben.
Diese Einstellung auf eine kontrastabhängige, konstante Höhe der Entladungsrate wurde nach mehreren Felddurchquerungen mit stärkeren Kontrasten regelmäßig beobachtet als Ausdruck einer hier eingetretenen Rückbildung der Erregbarkeit, die weiteren Adaptationseinflüssen entgegenwirkte.

Eine umfassende quantitative Analyse dieses zunächst überraschenden Verhaltens der Erregungsrückbildung, die Sicherung ihres in Skizze 1 angedeuteten Kurvenverlaufes durch, zu mehreren verschiedenen Zeitpunkten (t_x) gewonnene Meßwerte und die Angabe der Fehlerbreiten für alle untersuchten Kontraste steht noch aus.

Ähnliche Kurven, wie sie hier den kontrastabhängigen Erregungsrückgang darstellen, fanden FUORTES und POGGIO (1963) bei Untersuchungen an Membranpotential und Impulsfrequenz exzentrischer Zellen von Limulus, die innerhalb der Rezeptoreinheit funktionell am ehesten Bipolarzellen der Vertebratenretina entsprechen (RATLIFF 1961). Bei der Zellaktivierung durch plötzlich einsetzende, stationäre Dauerlichtreize verschiedener Intensität fanden sie allgemein für kleine Intensitäten, daß sich die verzögert einsetzende Impulsfrequenz offenbar nicht, wie bei höheren Intensitäten, auf einen konstanten Wert einstellte, sondern langsam abfiel innerhalb von 0,6 sec auf einen Wert von kleiner als 5 Impulsen pro sec.

Sollten stationäre Reizungen (mit entweder verschieden starken, unter tachiskopischer Beleuchtung durch das ERF bewegten Kontrasten oder mit punktförmiger Belichtung verschiedener Intensität innerhalb des ERF) ergeben, daß der dabei registrierte stationäre Erregungsvorgang bei kleinen Kontrasten einer - gegenüber stärkeren Kontrasten - größeren Zeitkonstanten folgt, so ließe ein Vergleich mit der, bei schwachen Kontrasten steil verlaufenden Adaptationskurve den Schluß zu, daß die Erregbarkeitsrückbildung relativ stärker als die neuronale Adaptation bei Klasse-2-Neuronen kontrastabhängig ist.

2. Bedeutung der Kontrastübertragungsfunktion für das Verhalten des Frosches

Der Gültigkeit der quantitativen Abhängigkeit der Erregung von der Größe des Kontrastes auch für hellere Punkte auf dunklem Hintergrund entsprechen verhaltensphysiologische Beobachtungen von PACHE (1932) und EIBL-EIBESFELDT (1951). Ihnen gelang es mit bewegten hellen Attrappenreizen bestimmter Größe und Gestalt, Beutefangreaktionen auszulösen. Hinweise auf eine Kontrastabhängigkeit des "Schlüsselreizes" finden sich dabei in PACHES Schilderungen anfänglicher Mühen, das Interesse der Tiere vom, sich auf der Aquariuminnenwand bewegenden Spiegelbild der hellen Attrappe auf diese selbst zu lenken. Nach Erzielung eines optimalen Kontrastes von Form und Grund durch die Innenverkleidung des Versuchsgefäßes mit einer schwarzen Tapete waren diese Schwierigkeiten jedoch behoben. Prompt konnten nunmehr die Tiere mit den hellen Reizschablonen zu Fixier- und Zuschnappreaktionen bewegt werden.
Aufgrund ihrer erregungsspezifischen Charakteristika sind die Neurone der Klasse-2 und -3 besonders geeignet, Informationen zur Wahrnehmung des Schlüsselreizes für die Auslösung der Beutefangreaktion zu übermitteln,

besonders für deren ersten beiden Phasen, Topotaxis und Lokomotion, während die letzten beiden Phasen, Fixieren und Zuschnappen, von anderen Neuronenklassen gesteuert zu werden scheinen.
Auf die Bedeutung dem Tectum übergeordneter, zentraler Integrationszentren bei der weiteren Differenzierung der Retinainformation bis hin zu Triggerung eines "angeborenen Auslösemechanismus" (LORENZ 1935) für das Flucht- und Beuteverhalten weisen verhaltensphysiologische Beobachtungen und histologische Untersuchungen der jeweils gesetzten Läsionen an Stamm- und Vorderhirn bei operierten Erdkröten, Rana temporaria und Rana esculenta hin (EWERT 1965): Nach Vorderhirnextirpation führten Läsionen am Stammhirn bei den Versuchstieren zu einer völligen Enthemmung und Entdifferenzierung der Beutefangreaktion und zur Aufhebung des Fluchtverhaltens, so daß die Wahrnehmung größerer, normalerweise Fluchtreaktion auslösender Objekte die Tiere nunmehr sinnlos zum Fixieren und Zuschnappen veranlaßte.

3. Die Kontrastübertragungsfunktion der Froschretina und die Erregungsvorgänge an den nervösen Retinastrukturen

Zum Verständnis der Kontrastübertragungsfunktion der Froschretina sei ein kurzer Überblick über die bisher bekannten Erregungsvorgänge an den nervösen Elementen der einzelnen Retinaschichten gegeben und schematisch auf der rechten Seite der Ab. 22 als Reaktion auf einen Dunkelreiz dargestellt (nach GRÜSSER und FINKELSTEIN 1967):
Ausgangspunkt der nervösen Erregung ist die Plasmamembran des äußeren Rezeptorsegmentes, die kontinuierlich in die des inneren Segmentes übergeht. Hier entsteht in Abhängigkeit von dem, durch einfallende Lichtquanten ausgelösten photochemischen Primärprozeß über einen noch nicht sicher bekannten Zwischenvorgang das Rezeptorpotential (WALD et al. 1962).

A zeigt die Veränderung des, bei extrazellulärem Abgriff negativen Potentials, seinen exponentiellen Abfall bei Einsetzen des Dunkelreizes und Wiederanstieg bei Beleuchtung nach Registrierungen von BAUMANN (1965) an Froschrezeptoren.

Das Reaktionspotential der Rezeptoren folgt in seiner Amplitudenhöhe (A) nach einem frühen Einschwinggipfel (BURKHARDT 1962) näherungsweise dem Logarithmus der einfallenden Lichtintensität, entsprechend dem Weber-Fechnerschen Gesetz. Abweichungen gelten für hohe und niedrige Lichtintensitäten. Bei schwachen Lichtreizen fand sich für einen Intensitätsbereich von einer Zehnerpotenz zwischen Erregungsgröße und Lichtintensität eine lineare Proportionalität (FUORTES und YEANDLE 1964; BAUMANN 1965; MAFFEI und POPPELE 1967).
Zwischen Lichtintensität, Anstiegsteilheit und Plateauhöhe des Rezeptorpotentials besteht eine konstante positive zeitliche Korrelation, eine negative hingegen zwischen Lichtintensität auf der einen, Latenzzeit und Abfallssteilheit des Rezeptorpotentials sowie Latenzzeit der Entladungsfrequenz von Retinaneuronen auf der anderen Seite (GRÜSSER 1961; BAUMANN 1965; OGAWA et al. 1966).

In B wurde der bisher noch hypothetische Erregungsprozeß zwischen Rezeptorsynapse und Bipolarzelle eingezeichnet:
Die Summation der Erregung an der Bipolarsomamembran, sowie die von GRÜSSER und FINKELSTEIN (1967) diskutierten Erregungsvorgänge c_1, c_2, die mit verschiedenen Zeitkonstanten an den axodendritischen Synapsen von dunkel (c_1)- und hell (c_2) aktivierten Bipolaren auf die Ganglienzelle übertragen werden.

Zwei Typen von Bipolaren lassen sich beim Frosch und bei der Schildkröte aufgrund direkter Bipolarzellableitungen (BYZOV 1965; BYZOV und HANITZSCH 1966), ultraviolett cytophotometrischer Bestim-

mungen des RNS-Gehaltes dieser Zellen vor und nach Lichtaktivierung (UTINA 1960, 1964) und ERG-Studien in verschiedenen Retinaschichten unterscheiden: die "schnellen" und "langsamen" Bipolaren. Die "schnellen" Bipolaren liegen in der äußeren Nuklearschicht, zeigen eine funktionelle "off"-Aktivierung und "on"-Hemmung und eine etwa zehnfach höhere Flickerfusionsfrequenz als die "langsamen" Bipolaren. Die "langsamen" Bipolaren werden in ihrer Lage der inneren Nuklearschicht zugeordnet.
Hinweise auf eine On-off-Organisation der Aktivierung, entsprechend der reziproken Rezeptiven-Feldorganisation der Optikusganglienzellen (KUFFLER 1953; BARLOW 1953; BÉKÉSY 1960, 1967; WAGNER et al. 1963; GRÜSSER-CORNEHLS et al. 1963) ergeben sich aus Arbeiten von MOTOKAWA et al. (1961) und CHAPMANN (1961; 1962) für die Karpfen- und Froschretina. Bekannt ist eine Rezeptive Feldorganisation auf Bipolarzellebene an der Katzenretina (WIESEL 1959, 1960). Sie ist für die Froschretina auch aufgrund der im neuroanatomischen Vorspann näher erleuterten morphologischen Besonderheiten dieser Schicht zu vermuten.
Quantitative Untersuchungen über die Intensitätsabhängigkeit von Latenzzeit, Amplitude und Plateauhöhe sowie der Zeitkonstanten der Bipolarzellpotentiale wurden bisher noch nicht durchgeführt.

Die langsamen, zunächst für Rezeptorpotentiale gehaltenen Retinapotentiale (die S-Potentiale der Wirbeltiernetzhaut von SVAETICHIN (1953, 1956), die L-Potentiale MOTOKAWAS(et al. 1957; et al. 1960) und die R-Potentiale an der Katzenretina GRÜSSER (1957, 1960, 1961; BROWN and WIESEL 1958) werden inzwischen dieser Schicht der Bipolar- oder Horizontalzellen zugeordnet (u.a. SVAETICHIN et al. 1961, 1965; TOMITA 1963; BROWN 1968). Sie geben jedoch nur bedingt Aufschluß über die Erregungsvorgänge an diesen Zellen.

D veranschaulicht die Summation der, von zahlreichen, nacheinander aktivierten on- und off-Bipolarzellen an der Ganglienzellmembran konvergierenden, zeitlich sich gegeneinander verzögernden Hemmungs- und Erregungsprozesse bei der Bewegung eines Dunkelreizes durch ihr rezeptives Feld.
Der über der Abszisse gelegene Teil der Kurve entspricht der überschwelligen Dauer der Erregung (ERF sec) und kann als Entladungszahl pro Zeiteinheit an den Axonen registriert werden, da eine Spontanaktivität den meisten Optikusganglienzellen des Frosches fehlt (von UTINA cytophotometrisch bestätigt 1960). In der ERF-Peripherie überwiegen bei Klasse-2-Neuronen Hemmungsprozesse (GAZE and JACOBSON 1963; GRÜSSER-CORNEHLS et al. 1963; GRÜSSER et al. 1964, 1967) entsprechend dem klassenspezifischen Verhältnis von räumlich-zeitlicher Verteilung zwischen erregender und hemmender Bipolar-Ganglienzellaktivierung.
Intrazelluläre Ableitungen von Ganglienzellen der Froschretina (NAKA et al. 1960) zeigten, daß für diese Zellen wahrscheinlich gleiche Gesetzmäßigkeiten der Erregungsintegration gelten, wie sie für die klassischen Motoneurone bekannt sind. Wie an den Vorderhornzellen des Rückenmarkes können exzitatorische und inhibitorische postsynaptische Potentiale (EPSP's und IPSP's) bestimmter Größe zur Triggerung der Impulse registriert werden (WIESEL 1959).
Entsprechend früheren Untersuchungen (HARTLINE and GRAHAM 1932; HARTLINE 1938; MACNICHOL 1956 and FUORTES 1958) fanden FUORTES and POGGIO (1963) im "steady state" eine annähernd lineare Beziehung zwischen Zellpotential, Entladungsfrequenz einzelner Optikusfasern und dem Logarithmus der Lichtintensität zu der sich der frühe Amplitudengipfel (A) und die frühe Entladungsfrequenz (E) nicht proportional verhalten (bestätigt von WOLBARSHT and YEANDLE 1967).

Diese initiale Antwort zeigte in verschiedenen Ganglienzellen verschiedene zeitliche Charakteristika des Amplitudenverlaufes (-dA/dt) und der Frequenzänderung (dE/dt).

In E ist die Aktivität eines retinalen on- und die eines off-Neurons dargestellt.
Die on-Neurone werden erregt, wenn der Differentialquotient des Rezeptorpotentials (dI/dt) kleiner ist als Null und gehemmt, wenn er positiv ist. Umgekehrt verhalten sich die Neurone des off-Systems.
Latenzzeit und Entladungsrate der Neurone sind miteinander negativ korreliert, geschwindigkeits- und intensitätsabhängig.

Über die Frage, auf welcher Stufe der oben diskutierten Erregungsprozesse der Retina die Transformation in die logarithmische Abhängigkeit von Kontraststärke (C) und neuronaler Aktivierung (R) vollzogen wird, inwiefern sie (1) als erregungsspezifischer Klassenunterschied zu werten ist, oder ob sie (2) der allgemeinen Kontrastübertragungsfunktion des Gesamtneuronensystems der Froschretina entspricht und für die Aktivierung innerhalb einzelner Neuronenklassen nur jeweils verschiedene Werte für m_c bzw. n_c und k gelten, werden weitere quantitative Untersuchungen über die Kontrastempfindlichkeit der nicht bewegungsspezifischen Klasse-1- und Klasse-4-Neurone entscheiden.

Für die zweite Möglichkeit spricht, daß nach Untersuchungen von STRASCHILL (1966) die Reizintensitäts - frequenzbeziehung bei der Katze sich meist sowohl durch eine logarithmische Funktion als auch durch eine Potenzfunktion beschreiben läßt.
Die Änderung der Faktoren m_c und n_c in Abhängigkeit von der Neuronenklasse und der Kontrastrichtung beruht wahrscheinlich auf einem ganz bestimmten Verhältnis zeitlicher und räumlicher Summation von Hemmungs- und Erregungsprozessen an dunkel- und hell mit verschiedenen Zeitkonstanten aktivierten Bipolarzellen und an der Ganglienzelle,

das geprägt ist von der klassentypischen, funktionellen on-off Organisation des ERF in Verbindung mit den on-off aktivierenden Reizmusterkomponenten.
Die in Klasse-2 beobachtete Konstanz der Kontrastabhängigkeit gegenüber Veränderungen der Hintergrundbeleuchtung innerhalb des photopischen Bereiches weist auf eine, sich in diesem Bereich nicht ändernde Wertigkeit der beiden Komponenten (on-off) für die Aktivität der Neuronenklasse hin.
Es wäre denkbar, daß korreliert mit einer von Klasse-1 bis -4 zunehmend durch on-Hemmung und off-Aktivierung charakterisierten Erregung der Exponent m_c anwächst und umgekehrt für n_c sich, bei in gleicher Richtung abnehmender on-Aktivierung und off-Hemmung kleinere Werte ergeben.

Kennlinienunterschiede der Reizintensität-frequenzbeziehung eines on-, off-, oder on-off Neurons mit dominierender on- oder off-Erregungskomponente sind für die Optikusneurone (HARTLINE 1938) bzw. für die langsamen Potentiale der Froschretina (CHAPMANN 1962) bekannt.
Sie könnten ihre morphologischen Voraussetzungen in der topographisch neuroanatomischen Struktur der spezifischen Verknüpfungen zwischen verschiedenen Elementen der Rezeptoreinheit finden (s. oben S. 7).
Im Zusammenhang mit der Übertragung stehender Kontraste durch Klasse-1-Neurone der Froschretina diskutiert SCHIPPERHEYN (1965), auf die histologischen Studien von CAJALS (1955) und MATURANA (1960) zurückgreifend, zwei Modellvorstellungen über neuronale Inhibitionsvorgänge: die multiplikative und die subtraktive Vorwärtsinhibition. Diese Modellvorstellungen wurden von mehreren Autoren (REICHARDT 1961; REICHARDT and MACGINITIE 1962; VARJÚ 1962) zur Erklärung des lateralen Inhibitionsvorganges zwischen exzentrischen Zellen der Ommatidien am Limulusauge entwickelt.
Es ist wahrscheinlich, daß beide funktionelle Prinzipien auch im Neuronensystem der Froschretina verwirklicht sind und zur Erklärung der oben diskutierten

Kontrasttransformationsprozessen herangezogen werden können: die präsynaptische multiplikative Hemmung in den Horizontalzellverbindungen und den Synapsen zwischen Rezeptor- und Bipolarzellen, die postsynaptische subtraktive Hemmung hingegen zwischen Bipolar- und Ganglienzellen (GRÜSSER mündliche Mitteilung 1967).

E. ZUSAMMENFASSUNG

Die Erregung von 40 Klasse-2-Neuronen von Rana esculenta wurde mit metallgefüllten Mikropipetten (0,5-2,5µ Spitzendurchmesser, 100-200 kΩ) von einzelnen Optikusaxonen im Stratum griseum superficiale des Tectum opticum registriert und auf ihre Kontrastabhängigkeit untersucht. 16 Karten mit je einem Graupunkt verschiedenen Reflexionsgrades und einem Durchmesser von $1,4^{\circ}$ und $0,46^{\circ}$ auf weißem (positiver Kontrast) und schwarzem (negativer Kontrast) Hintergrund dienten als Reizmuster. Die Reizmuster wurden mit gleichförmiger Bewegung in verschiedenen Winkelgeschwindigkeiten durch das rezeptive Feld bewegt.

Aus den Befunden wurden folgende Ergebnisse abgeleitet:

1. Die Erregung der Klasse-2-Neurone zeigt eine quantitative Abhängigkeit von der Größe positiver und negativer Reizkontraste.

2. Die Beziehung zwischen der durchschnittlichen Impulsfrequenz (R) der Neurone und der Kontraststärke (C) des Reizes sowie zwischen dieser und der Gesamtimpulszahl (GE) ließ sich durch eine Potenzfunktion $R = k \cdot C^{m}$ (Impulse . sec^{-1}) beschreiben.

3. Der Exponent m dieser Gleichung erwies sich als unabhängig von folgenden Parametern:

   a. Änderungen der allgemeinen Beleuchtungsstärke innerhalb des photopischen Bereiches.

   b. der Winkelgröße des Reizpunktes

c. der Winkelgeschwindigkeit des Reizes

d. der Position des Reizpunktes innerhalb des ERF

e. der allgemeinen metabolischen Situation des Tieres

4. Die Konstante k dieser Gleichung enthielt die unter 3a -e genannten Parameter als multipikative Komponenten.

5. Die Größe des Exponenten der Gleichung wurde bestimmt.

a. durch das Vorzeichen des Kontrastreizes

b. durch die Spezifität der Neuronenklasse

6. Bei korrespondierenden Kontraststärken führten Reize positiver Kontraste zu einer um etwa 65% höheren Entladungsfrequenz als die negativer Kontraste.

7. 11 Neurone wurden mit negativen Kontrasten getestet. Für die mathematische Beschreibung der Beziehung zwischen der durchschnittlichen Impulsfrequenz (R) und der Kontraststärke (C) sowie zwischen dieser und der Gesamtimpulszahl (GE) ließ sich eine, zu der unter 2. genannten Gleichung analoge Potenzfunktion formulieren mit verändertem Exponenten n_c und veränderter Konstanten k.

8. Bei kontinuierlichen, mit zwei konstanten Reizintervallen (t_1;t_2) durchgeführten Reizperiodenfolgen zeigten sich Adaptations- und Erregungsrückbildungsvorgang von der Kontraststärke des Reizes beeinflußt.

a. auf schwächere Kontraste erfolgte eine schnelle Adaptation und scheinbar verlangsamte Erregungsrückbildung

b. die Erregbarkeitsrückbildung erreichte in gleichen Zeitintervallen unabhängig von der Zahl der voraufgegangenen Felddurchquerungen bei gleichen Kontrasten gleiche Höhe.

9. Jahreszeitliche Einflüsse auf die metabolische Situation des Frosches wirkten sich in einer veränderten Reaktionslage aus, ohne qualitativ die Beziehung zwischen neuronaler Erregung (R) und Kontraststärke (C) zu verändern.

10. Die Kontrastübertragungsfunktion der Froschretina wird zusammen mit den Erregungsvorgängen an den nervösen Strukturen der einzelnen Retinaschichten diskutiert.

LITERATURVERZEICHNIS

ADRIAN, E.D.: The impulses produced by sensory nerve-endings. PartI. J.Physiol.61,49-72 (1926a)

ADRIAN, E.D.: The impulses produced by sensory nerve-endings Part4. Impulses from pain receptors. J.Physiol, 62,33-51 (1926b-1927)

ADRIAN, E.D. and MATTHEWS, R.: The action of light on the eye. PartI. The discharge of impulses in the optic nerve and its relation to the electric changes in the retina. J.Physiol., 63; 378-414 (1927a)

ADRIAN, E.D. and MATTHEWS, R.: The action of light on the eye. PartII. The processes involved in retinal excitation. J.Physiol., 64; 279-301 (1927b)

ADRIAN, E.D. an MATTHEWS, R.: The action of light on the eye. PartIII. The interaction of retinal neurons. J.Physiol., 65; 279-301 (1928)

AUGUST, W.: Der Einfluß der Jahreszeit auf die KCL-Kontraktur tonischer und phasischer Skelettmuskeln des Frosches. Dissertation, Tübingen (1963)

BARLOW, H.B.: Summation and inhibition in the frog's retina. J.Physiol., 119; 69-88 (1953)

BAUMANN, CH.: Receptorpotentiale der Wirbeltiernetz-haut. Pflügers Arch. ges. Physiol., 282; 92-101 (1965)

BAUMANN, CH.: Sehpurpurbleichung und Stäbchenfunktion in der isolierten Froschnetzhaut. Pflügers Arch. ges. Physiol., 298; 44-81 (1967)

BÉKÉSY, G. von: Neural inhibitory units of the eye and skin. Quantitative description of contrast phenomena. J. opt. Soc. Am., 50; 1060-70 (1960)

BÉKÉSY, G. von: Machband type lateral inhibition in different sense organs. J. gen. Physiol., 50; 510-532 (1967)

BIRUKOW, G.: Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und über die Sehschärfe des Grasfrosches (Rana temporaria). Z. vergl. Physiol, 25, 92-142 (1937)

BOLL, F.: Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. Anat. Physiol. Lpz. (Physiol.), pp 4-36 (1877)

BROWN, K.T.: The electroretinogram: its components and their origin. Vision Res. Vol.8; 633-677 (1968)

BROWN, K.T. and WIESEL, T.N.: Intraretinal recording in the unopened cat eye. Am. J. Ophthalm., 46 No3 PartII 91-98 (1958)

BURKHARDT, D.: Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells in the arthropod eye. Symp. Soc. exp. Biol., 16, 86-109 (1962)

BUTENANDT, E. und GRÜSSER, O.-J.: The effect of stimulus area on the response of movement detecting neurones in the frog's retina. Pflügers Arch., 298; 283-293 (1968)

BYZOV, A.L.: Functional properties of different cells in the retina of cold-blooded vertebrates. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol., 30; 547-558 (1965)

BYZOV, A.L. and HANITZSCH, R.: Intracellular records of the responses of different cells in the retina of the frog and amblystoma. Physiol.J. USSR, 52-N3 (1966)

CAJAL, S. RAMON Y: Die Retina der Wirbeltiere, Übers. v. Graeff, Wiesbaden: J.F. Bergmann (1894)

CAJAL, S. RAMON Y: Histologie du Système Nerveux de l'homme et des vertébrés. II, Madrid, Instituto Ramon y Cajal (1955)

CHAPMANN, R.M.: Spectral sensitivity of single neural units in the bullfrog retina. J.Opt.Soc.Amer., 51; 1102-1112 (1961)

CHAPMANN, R.M.: Spectral sensitivities of neural impulses and slow waves in the bullfrog retina. Vision Res., 2; 89-102 (1962)

CHIEVITZ, J.H.: Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch.f.Anat. und Physiol., Anat.Abt./Suppl. 139-196 (1889)

DONNER, K.O. and REUTER, T.: The spectral sensitivity and photopigment of the green rods in the frog's retina. Vision Res. Vol, 2; 357-372 (1962)

EIBL-EIBESFELDT, I.: Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte (Bufo bufo$_{L.}$). Behaviour (Leiden), 4; 1-35 (1951

EWERT, J.-P.: Der Einfluß peripherer Sinnesorgane und des Zentralnervensystems auf die Antwortbereitschaft bei der Richtbewegung der Erdkröte (Bufo bufo L.). Diss. Göttingen (1965)

FINKELSTEIN, D. and GRÜSSER, O.-J.: Frog retina: Detection of movement. Science 150; 1050-1051 (1965)

FROMM, P.O. and JOHNSON, R.E.: The respiratory metabolism of frogs as related to season. J. cell. comp. Physiol, 45 343-360 (1955)

FUORTES, M.G.F.: Electrical activity of cells in the eye of Limulus. Am.J.Ophth., 46; 210 (1958)

FUORTES, M.G.F. and POGGIO, G.F.: Transient response to sudden illumination in cells of the eye of Limulus. J.Gen.Physiol, 46; 435-451 (1963)

FUORTES, M.G.F. and YEANDLE, S.: Probability of occurence of discrete potential waves in the eye of Limulus. J.gen. Physiol, 47; 443-464 (1964)

GAZE, R.M.: The representation of the retina on the optic lohe of the frog. Quart. J. exp. Physiol, 43; 209 (1958a)

GAZE, R.M.: Binocular vision in frogs. J.Physiol., 143; 20P, (1958b)

GAZE, R.M. and JACOBSON, M.: The projection of the binoenlar visual field on the optic tecta of the frog. Quart. J. exp. Physiol., 47, 273 (1962)

GAZE, R.M. and JACOBSON, M.:"Convexity detectors" in the frog's visual system. Proc. Physiol. Soc, 169, 1-3P (1963)

GESTELAND, R.C., HOWLAND, B., LETTVIN, J.Y. and PITTS,W.H.: Comments on microelectrodes. Proc. Inst. Radion Engin.; 47, 1856-1862 (1959)

GRAY, J.A.B.: "Coding in systems of primary receptor neurons". in: Biological Receptor Mechanismus, Symp. Soc. exp. Biol., 16; 345-355, Camgridge: At the University Press (1962)

GRÜSSER, O.-J.: Rezeptorpotentiale einzelner retinaler Zapfen der Katze. Naturwissenschaften, 44; 522 (1957)

GRÜSSER, O.-J.: Receptorabhängige Potentiale der Katzenretina und ihre Reaktion auf Flimmerlicht. Pflügers Arch. ges. Physiol., 271, 511-525 (1960)

GRÜSSER, O.-J.: Rezeptorabhängige R-Potentiale der Katzenretina. Neurophysiologie u. Psychophysik des visuellen Systems. Hrsg. R. Jung und H. Kornhuber. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1961

GRÜSSER-CORNEHLS, U., GRÜSSER, O.-J. and BULLOCK, T.H.: Unit responses in the frog's tectum to moving and non-moving visual stimuli . Science, 141; 820-822 (1963)

GRÜSSER, O.-J., GRÜSSER-CORNEHLS, U. and BULLOCK, Th.H.: Functional organization of receptive fields of movement detecting neurons in the frog's retina. Pflügers Arch. ges. Physiol., 279; 88-93 (1964)

GRÜSSER, O.-J. und GRÜSSER-CORNEHLS, U.: Demonstration des inhibitorischen Umfeldeffektes bei bewegungsspezifischen Neuronen der Froschnetzhaut (Rana pipiens, Rana esculenta). Pflügers Arch.ges. Physiol., 291; R86 (1966)

GRÜSSER, O.-J. und DANNENBERG, H.: Eine Perimeter-Apparatur zur Reizung mit bewegten visuellen Mustern. Pflügers Arch.ges. Physiol., 285; 373-378 (1965)

GRÜSSER, O.-J. und FINKELSTEIN, D.: Analyse eines auf "Bewegungswahrnehmung" spezialisierten Neuronensystems in der Froschnetzhaut. Fortschr. Kybernetik Hrsg. W. Kroebel, R. Oldenbourg Verlag München (1967)

GRÜSSER, O.-J., FINKELSTEIN, D., HENN, V., PATUTSCHNICK, M. and BUTENANDT, E.: A quantitative analysis of movement detecting neurones in the frog's retina. Arch.ges. Physiol., 293; 100-106 (1967)

HARTLINE, H.K.: The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina. Amer.J.Physiol, 121; 400-415 (1938)

HARTLINE, H.K.: The receptive fields of optic nerve fibers. Amer. J.Physiol., 130; 690-699 (1940a)

HARTLINE, H.K.: The effects of spatial summation in the retina on the excitation of the fibers of the optic nerve. Amer. J.Physiol., 130; 700-711 (1940b)

HARTLINE, H.K. and GRAHAM, C.H.: Nerve Impulses from single receptors in the eye. J.cell.comp.Physiol., 1; 277-295 (1932)

HIRSCHBERG, J.: Zur Dioptrik und Ophtalmoskopie der Fisch- und Amphibienaugen. Arch. Physiol., 493-526 (1882)

HOLMGREN, F.: Method att objectivera effecten av ljusintryck pa retina. Upsala Läkref, Förh., 1; 177-191 (1865-6)

JACOBSON, M.: The representation of the retina on the tectum of the frog. Correlation between retinotectal magnification factor and retinal ganglion cell count. Quart. J. exp. Physiol., 47; 170 (1962)

KÜHNE, W.: Fortgesetzte Untersuchungen über die Retina und die Pigmente des Auges. Untersuch. physiol. Inst. Heidelb., 2; 89-132 (1882)

KUFFLER, S.W.: Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. J. Neurophysiol., 16; 37-68 (1953)

KUTSCHA, W.: Einfluß der Jahreszeit auf die Ca-Abgabefähigkeit tonischer und phasischer Skelettmuskeln; Pflügers Arch.ges.Physiol., 279; 84-87 (1964)

LETTVIN, J.Y., MATURANA, H.R., MCCULLOCH, W.S., and PITTS, W.H.: What the frog's eye tells the frog's brain. Proc.Inst. Radio Engin., 47; 1940-1951 (1959)

LETTVIN, J.Y., MATURANA, H.R., PITTS, W.H. and MCCULLOCH: Two remarks on the visual system of the frog. Sensory Communication, editor W. Rosenblith, M.I.T. Press, 1961; 757-776

LICKER, M.: Changes in rezeptive field organization of movement detecting neurons of frog retina dependend on adaptation level. Pflügers Arch.ges.Physiol., 294; R 64 (1967)

LORENZ, K.: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Ornithol., 83; 137-213, 289-413 (1935)

MACNICHOL., E.F., Jr.: "Visual receptors as biological transducers". In: Molecular Structure and Functional Activity of Nerve Cells, (Eds. R.G. Grenell and L.J. Mullins) Washington, American Institute of Biological Sciences 1956, 34

MAFFEI, L., POPPELE, R.E.: Frequency analysis of the late receptor potential. J. Neurophysiol., 30; 993-99 (1967)

MATURANA, H.R.: Number of fibres in the optic nerve and the number of ganglion cells in the retina of Anurans. Nature, Lond., 183; 1406 (1959)

MATURANA, H.R., LETTVIN, J.Y., PITTS, W.H. and MCCULLOCH, W.S.: Anatomy and physiology of vision in the frog. J.gen.Physiol., 43 Suppl,; 129-175 (1960)

MIZELL, S.: Seasonal changes in energy reserves in the common frog, Rana pipiens. J. cell. comp. Physiol., 66; 251-258 (1965)

MOTOKAWA, K., YAMASHITA, E. and OGAWA, T.: "Interaction of slow potentials of the retina evoked by photic and electric stimuli". Tohoku J. exp. Med., 71; 67-77 (1960)

MOTOKAWA, K., YAMASHITA, E. and OGAWA, T.: Slow potentials and spike activity of retina. J. Neurophysiol., 24; 101-110 (1961)

MOTOKAWA, K., OIKAWA, T. and TASAKI, K.: Receptor potential of vertebrate retina. J. Neurophysiol., 20; 186-199 (1957)

NAKA, K.-I., INOMA, S., KOSUGI, I. and TONG, CH.-W.: Recording of action potentials from single cells in the frog retina. Jap. J. Physiol., 10; 436-442 (1960)

OGAWA, T., BISHOP, O. and LEVICK, W.R.: Temporal characteristics of responses to photic stimulation by single ganglion cells in the unopened eye of the cat. J. Neurophysiol., 29; 1-30 (1966)

PACHE, J.: Formensehen bei Fröschen. Z. vergl. Physiol., 17; 423-463 (1932)

PATUTSCHNICK, M. und GRÜSSER, O.-J.: Der Einfluß des Reiz-Hintergrund-Kontrastes auf die Aktivierung bewegungsspezifischer Neurone der Froschnetzhaut (Rana esculenta). Pflügers Arch. ges. Physiol., 291; 85 (1966)

POLYAK, S.L.: The retina. Chicago, Chicago Univ. Press, 1941, vii, 607 pp

RATLIFF, F.: Inhibitory interaction and the detection and enhancement of contours. Sensory Communication editor W.A. Rosenblith, MIT Press Cambridge and J. Wiley and Sons, New York, 1961

REICHARDT, W.: Über das optische Auflösungsvermögen der Facettenaugen von Limulus. Kybernetik, 1; 57-69 (1961)

REICHARDT, W. and MACGINITIE, G.: Zur Theorie der lateralen Inhibition. Kybernetik, 1; 155-165 (1962)

REICH-KOTEL, H. und BUTENANDT, E.: Nicht photochemisch bedingte Adaptation in der Netzhaut von Fröschen (Rana esculenta). Pflügers Arch. ges. Physiol., 283; R 28 (1965)

ROCHON-DUVIGNEAUD, A.: Les yeux et la vision des vertébrés. Paris: Masson et Cie (1943)

RUSHTON, W.A.H.: Excitation pools in the frog's retina. J. Physiol., 149; 327-345 (1959)

SAXÉN, L.: The development of the visuel cells. Ann. Acad.Sci.fenn.,Ser.A.IV, 23; 1-95 (1954)

SCHIPPERHEYN, J.J.: Contrast detection in frog's retina. Acta physiol. pharmacol. neerl., 13; 231-277 (1965)

SCHNEIDER, D.: Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. Biol.Zbl., 73; 225 (1954)

STRASCHILL, M.: Aktivität von Neuronen im Tractus opticus und Corpus geniculatum laterale bei langdauernden Lichtreizen verschiedener Intensität. Kybernetik, 3; 1-8 (1966)

SVAETICHIN, G.: The cone action potential. Acta physiol. Scand., 29; Suppl. 106, 565-600 (1953)

SVAETICHIN, G.: Spectral response curves from single cones. Acta physiol. scand., 39; Suppl. 134, 17-46 (1956)

SVAETICHIN, G., LAUFER, M., MITARAI, G., FATEHCHAND, R., VALLECALLE, E. and VILLEGAS, J.: Glial control of neuronal networks and receptors. In: Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems (Hrsg. R. Jung und H. Kornhuber, Berlin Springer 1961, pp445-456)

SVAETICHIN, G., NEGISHI, K., FATEHCHAND, R., DRUJAN, B.D. and SELVIN DE TESTA, A.: "Nervous function based on interactions between neuronal and nonneuronal elements." In: Progress in Brain Research: Biologie of Neuroglia (Eds. E.D.P. Robertis and R. Carrea). Amsterdam: Elsevier, 1965 od 15; 243-266

TOMITA, T.: Electrical activity in the vertebrate retina. J. opt. Soc. Am., 53; 49-57 (1963)

UTINA, I.A.: The investigation of the activity of bipolars of two types by means of ultraviolet cytophotometry. Biophysica (Moscow), 5; 626 (1960)

UTINA, I.A.: The changes of the quantity of RNA in horizontal and amacrine cells of the frog retina in different conditions of illumination. Dokl. Acad. Nauk USSR, 157; 1216 (1964)

VARJÚ, D.: Vergleich zweier Modelle für laterale Inhibition. Kybernetik, 1; 200-208 (1962)

WALD, G., BROWN, P.K. and GIBBONS, I.R.: Visual Excitation: A chemo-anatomical study. Symp. Soc. exp. Biol., 16; 32-58 (1962)

WAGNER, H.G., MAC NICHOL, E.F.Jr. and WOLBARSHT, M.L.: Functional basis for "on"-center and "off"-center receptive fields in the retina. J. opt. Soc. Am., 53; 66-70 (1963)

WALLS, G.: The vertebrate eye. Michigan: The Cranbrock Press. (1942)

WIESEL, T.N.: Recording inhibition and excitation in the cat's retinal ganglon cells with intracellular electrodes. Nature 183; 264-265 (1959)

WIESEL, T.N.: Receptive fields of ganglion cells in the cat's retina. J. Physiol., 153; 583-594 (1960)

WOLBARSHT, M.L. and YEANDLE, S.S.: Visual processes in the Limulus eye. Ann. Rev. Physiol., 513-542 (1967).

Herrn Prof. Dr. O.-J. Grüsser danke ich für das Thema dieser Arbeit und seine großzügige Unterstützung bei den Untersuchungen.

LEBENSLAUF

Am 13. Juni 1939 wurde ich, Heinke Margrit Scheid, geb. Patutschnick, in Berlin als Tochter des Dr. jur. Karl Patutschnick und seiner Ehefrau Else geb. John, geboren. Nach einer vierjährigen Grundschulzeit in Itzehoe/Schleswig-Holstein wurde ich dort 1950 in das Viktoria-Luise-Mädchenrealgymnasium aufgenommen. Von 1953 bis 1956 besuchte ich das Mädchenrealgymnasium in Kempten/Allgäu. Am 15.7.1959 habe ich am Mädchenrealgymnasium München-Nord das Abitur bestanden.

Im Wintersemester 1959/60 begann ich das Studium an der Universität München mit zwei Semestern Geschichte und Germanistik, arbeitete danach im Rahmen des Stipendiums des Ev. Studienwerkes Villigst ein Werksemester in Villigst bei Schwerte an der Ruhr. Im Sommersemster 1961 begann ich in München das Medizinstudium. Dort legte ich im Frühjahr 1962 die naturwissenschaftliche Vorprüfung ab. Im Sommersemester 1962 wurde ich an der Freien Universität Berlin immatrikuliert und bestand hier im Herbst 1963 die ärztliche Vorprüfung. Während meiner klinischen Ausbildung war ich ein Semester an der Universität Berlin, zwei Semester an der Universität Zürich, wieder ein Semester in Berlin, danach ein Semester in Köln und schließlich zwei Semester in Heidelberg immatrikuliert. Dort bestand ich am 8.7.1967 das medizinische Staatsexamen.

Während der klinischen Studienzeit arbeitete ich insgesamt 12 Monate in der Neurophysiologischen Abteilung des Physiologischen Instituts der Freien Universität Berlin. Diese Zeit war vorwiegend Untersuchungen zum Thema dieser Arbeit gewidmet.

Meine Ausbildung als Medizinalassistentin begann ich im September 1967 in der Inneren Medizin: zunächst in der Herz-Kreislaufklinik, Höhenried am Starnberger See,

dann von April bis Oktober 1968 in der Medizinischen Poliklinik der Universität Köln. Anschließend war ich drei Monate Medizinalassistentin in der Nervenklinik und je vier Monate in der Chirurgischen und in der Frauenklinik der Universität Köln. Ich beendete meine Medizinalassistentenzeit in der Immunologischen Abteilung der Chirurgischen Universitätsklinik Köln. Dort bin ich seit meiner Approbation im Dezember 1969 als wissenschaftliche Assistentin tätig.

Seit August 1969 bin ich verheiratet mit Dr. med. Andreas Scheid.